开放人文

Evolution of the Brain

Creation of the Self

[澳] 约翰·C·埃克尔斯 著　　潘泓 译

John C. Eccles

脑的进化

自我意识的创生

上海世纪出版集团

上架建议：自然科学总论

ISBN 978-7-5428-4332-6

9 787542 843326 >

定价：33.00 元

易文网：www.ewen.cc

脑的进化

自我意识的创生

[澳] 约翰·C·埃克尔斯 著　潘泓 译

世纪出版集团　上海科技教育出版社

图书在版编目(CIP)数据

脑的进化：自我意识的创生／(澳) 埃克尔斯(Eceles, J. C.)著；潘泓译.—上海：上海科技教育出版社，2007.4

(世纪人文系列丛书 · 开放人文)

ISBN 978-7-5428-4332-6

Ⅰ. 脑… Ⅱ. ①埃…②潘… Ⅲ. 脑—进化—研究

Ⅳ. ①Q981.1 ②Q983

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 152215 号

责任编辑 章 静 潘 涛

装帧设计 陆智昌

脑的进化——自我意识的创生

[澳]约翰 · C · 埃克尔斯 著

潘 泓 译

出 版 世纪出版集团 上海科技教育出版社
(200235 上海冠生园路 393 号 www.ewen.cc)

发 行 上海世纪出版集团发行中心

印 刷 上海江杨印刷厂

开 本 635×965 mm 1/16

印 张 24

插 页 4

字 数 325 000

版 次 2007 年 4 月第 1 版

印 次 2007 年 4 月第 1 次印刷

ISBN 978-7-5428-4332-6/N · 712

图 字 09-2002-201 号

定 价 33.00 元

Evolution of the Brain: Creation of the Self
by
John C. Eccles
Copyright © 1989 by John C. Eccles
Chinese (Simplified Characters) Trade Paperback copyright © 2007 by
Shanghai Scientific & Technological Education Publishing House
ALL RIGHTS RESERVED.
Authorised translation from English language edition published by
Routledge, a member of the Taylor & Francis Group
上海科技教育出版社业经 Routledge 出版社
取得本书中文简体字版版权

内容简介：

在本书中，作者融会了包括考古学、比较神经解剖学、脑生理学、语言学、古文学和哲学在内的多学科研究成果，讲述我们人类由来的故事。这不仅是我们作为古猿进化产物的故事，而且也是具备反思意识的人性之人的故事。

著名哲学家波普尔认为本书是一部独一无二的佳作，是一项与达尔文《人类的由来》同工异曲又推陈出新的非凡成就。

作者简介:

约翰·C·埃克尔斯爵士(1903—1997),澳大利亚神经生理学家。他因在1953—1955年对突触传递的生物物理特性的研究,发现了神经元之间抑制突触活动的离子机制,确认了由阿兰·霍奇金和安德鲁·赫胥黎提出的细胞膜活动的离子机制假说,与后二者共享了1963年诺贝尔生理学医学奖。

埃克尔斯就人脑的演化发展撰有多部著作,除《脑的进化》(1989年)外,还包括《理解大脑》(1973年)、《自我及其大脑》(1977年,与波普尔合著)、《人类之谜》(1979年)、《人的心智》(1980年)以及《自我是怎样控制其大脑的》(1994年)等。

世纪人文系列丛书编委会

主任

陈　昕

委员

丁荣生　王一方　王为松　王兴康　包南麟　叶　路
何元龙　张文杰　张晓敏　张跃进　李伟国　李远涛
李梦生　陈　和　陈　昕　郁椿德　金良年　施宏俊
胡大卫　赵月瑟　赵昌平　翁经义　郭志坤　曹维劲
渠敬东　潘　涛

出版说明

自中西文明发生碰撞以来，百余年的中国现代文化建设即无可避免地担负起双重使命。梳理和探究西方文明的根源及脉络，已成为我们理解并提升自身要义的借镜，整理和传承中国文明的传统，更是我们实现并弘扬自身价值的根本。此二者的交汇，乃是塑造现代中国之精神品格的必由进路。世纪出版集团倾力编辑世纪人文系列丛书之宗旨亦在于此。

世纪人文系列丛书包涵“世纪文库”、“世纪前沿”、“袖珍经典”、“大学经典”及“开放人文”五个界面，各成系列，相得益彰。

“厘清西方思想脉络，更新中国学术传统”，为“世纪文库”之编辑指针。文库分为中西两大书系。中学书系由清末民初开始，全面整理中国近现代以来的学术著作，以期为今人反思现代中国的社会和精神处境铺建思考的进阶；西学书系旨在从西方文明的整体进程出发，系统译介自古希腊罗马以降的经典文献，借此展现西方思想传统的生发流变过程，从而为我们返回现代中国之核心问题奠定坚实的文本基础。与之呼应，“世纪前沿”着重关注二战以来全球范围内学术思想的重要论题与最新进展，展示各学科领域的新近成果和当代文化思潮演化的各种向度。“袖珍经典”则以相对简约的形式，收录名家大师们在体裁和风格上独具特色的经典作品，阐幽发微，意趣兼得。

遵循现代人文教育和公民教育的理念，秉承“通达民情，化育人心”的中国传统教育精神，“大学经典”依据中西文明传统的知识谱系及其价值内涵，将人类历史上具有人文内涵的经典作品编辑成为大学教育的基础读本，应时代所需，顺时势所趋，为塑造现代中国人的人文素养、公民意识和国家精神倾力尽心。“开放人文”旨在提供全景式的人文阅读平台，从文学、历史、艺术、科学等多个面向调动读者的阅读愉悦，寓学于乐，寓乐于心，为广大读者陶冶心性，培植情操。

“大学之道，在明明德，在新民，在止于至善”（《大学》）。温古知今，止于至善，是人类得以理解生命价值的人文情怀，亦是文明得以传承和发展的精神契机。欲实现中华民族的伟大复兴，必先培育中华民族的文化精神；由此，我们深知现代中国出版人的职责所在，以我之不懈努力，做一代又一代中国人的文化脊梁。

上海世纪出版集团
世纪人文系列丛书编辑委员会
2005年1月

献给海伦娜(Helena)，美好生活的创造者。

对本书的评价

作者尽可对本书的最终效果满意放心；作者在本书中清楚地阐述了他不同于多数生理学同行的信念……本书图解丰富、可读性强……所论及的都是科学上和哲学上的严肃疑难问题。我们应该衷心感谢作者毕生坚持主张大家不应该忽视这些问题，也衷心感谢作者在这本激发思维的书里引见了这些问题。

《自然》

对一个相当重要的学术辩论作出了颇有价值的贡献。

约翰·珀尔金霍博士(Dr. John Polkinghorne)

剑桥大学王后学院

一本很值得一读的好书，对进化论研究学者和其他生物学学者来说，在多个层面上具有高度的指导启发意义，对本书探讨的复杂问题感到生疏的读者来说更是如此。

《生物学季评》

作者对神经生理机制的讨论令人惊叹地条理清晰，对涉及人脑感觉和运动神经系统的种种错综复杂之处提出了新颖而有见地的假说。作者把相关的脑研究结果、比较行为学观测和脑结构定量变化的证据流畅地结合在一起，来探讨在灵长类和原始人进化过程中这些神经系统可能发生了怎样的变化。

《美国科学家》

作者超越了谈论进化问题时的一般陈规俗调来探索人类意识的核心问题：人脑和心智的演化发展。

《中西部书评》

作者对哺乳动物脑的进化演变作了引人入胜的解释，其间充满了众多突破、争议、沉思和推测，以及作者自己的强烈信念：进化是某种超验目的的“手段”。

《心理学和宗教》

内容提要

约翰·埃克尔斯爵士，一位卓著的科学家和诺贝尔奖获得者，尽其整个科学生涯专注于哺乳动物脑的研究。在这本书里，他融会了包括考古学、比较神经解剖学、脑生理学、语言学、古文学和哲学在内的多学科研究成果，来讲述我们人类由来的故事。这不仅是我们作为古猿进化产物的故事，而且也是具备反思意识的人性之人的故事。这应该是世界上最神奇的故事。这是我们的故事。约翰·埃克尔斯爵士的挚友和合作者、著名哲学家卡尔·波普尔爵士在为本书所写的序言里认为这是一部独一无二的佳作，是一项与达尔文《人类的由来》同工异曲又推陈出新的非凡成就。

埃克尔斯首先讲述了进化论的遗传基础，然后对古猿进化到人的主要特征作了形象生动的描述。早在360万年前，尽管南方古猿的脑容量还很小，但其娴熟的二足行走技能已令人惊叹不已。他推测，随后的能人更是以其大为增长了的脑容量成为人类语言的始作俑者。埃克尔斯向我们展示了我们古猿先祖的意识是怎样随其脑的增

长而逐渐优化的。尼安德特人已表现出了原始的灵性，他们的葬礼和同情心点燃了自我意识的曙光。人猿进化中新近产生的新皮层脑区——新新皮层——超凡脱俗的特征成为解开自我意识之谜的关键。而每一个自我的独特性导致了灵魂及其创生的宗教观念。

埃克尔斯着重于心脑问题，提出了心元(精神单元)和新新皮层微小柱状结构内树突丛(神经单元)一元化的假说，并提出了心脑交互作用的量子力学假说。他认为，心脑交互作用和量子力学的概率场类似，没有质量也没有能量，但却能有效地对突触递质释放过程起作用。突触前蜂窝状网格及其控制突触小泡以低概率释放递质的机制，可能按类似于量子力学概率场的方式作为精神事件的微位发挥作用。起先是为低等动物化学突触的有效传递而超前进化得来的这种机制，在经过极为漫长的进化过程以后，为心脑交互作用所利用而使高等动物变得有意识了。这一假说在超越了心脑交互作用的二元论和本体论的同时，指出心脑交互作用是一种信息流而不是能量流，从而首次为身心交互作用论提供了物理学基础。

作者简介

约翰·C·埃克尔斯(John C. Eccles, 1903.1.27—1997.5.2),澳大利亚神经生理学家。生于澳大利亚墨尔本市,1925年毕业于墨尔本大学,随后赴牛津大学深造,师从诺贝尔奖获得者、著名神经生理学家查尔斯·谢灵顿爵士,1929年获牛津大学哲学博士学位。先后任教于新西兰奥塔戈大学、堪培拉澳大利亚国立大学和纽约州立大学布法罗分校。他因在1953—1955年对突触传递的生物物理特性的研究,发现了神经元之间抑制突触活动的离子机制,确认了由阿兰·霍奇金(Allen Hodgkin)和安德鲁·赫胥黎(Andrew Huxley)提出的细胞膜活动的离子机制假说,与后二者共享了1963年诺贝尔生理学医学奖。埃克尔斯就人脑的演化发展撰有多部著作,除《脑的进化》(*Evolution of the Brain: Creation of the Self*)(1989年)外,还包括《理解大脑》(*Understanding of the Brain*)(1973年)、《自我及其大脑》(*The Self and Its Brain*)(与卡尔·波普尔合著,1977年)、《人类之谜》(*The Human Mystery*)(1979年)、《人的心智》(*The Human*

Psyche)(1980 年)、《做人的奇妙》(*The Wonder of Being Human*)(与罗宾逊合著，1984 年)以及《自我是怎样控制其大脑的》(*How the Self Controls Its Brain*)(1994 年)等。

埃克尔斯爵士和前妻米勒(Irene Frances Miller)于 1928 年结婚，40 年婚姻共有 5 个女儿和 4 个儿子，长子长女都获得博士学位，其中大女儿也成为一名神经生理学家。 埃克尔斯爵士于 1968 年与同是神经生理学家的海伦娜结婚，海伦娜是他的研究合作者和得力助手。

卡尔·波普尔序

我认为这是一本独一无二的佳作。自达尔文《人类的由来》(1871年)一书出版以来，人类起源问题已被精研细究。但是对人脑和人类心智进化这些头等重要的问题却很少有人问津。在这本书里，脑科学家埃克尔斯收集了大量有关的科学证据来研究这些问题。

本书综合了各方面的科学证据，其中包括比较解剖学(尤其是脑解剖学)、考古学和古文学(这两门学问以前很少放在一起讨论)、脑生理学(尤其是语言生理学)以及哲学。以达尔文进化论作为理论基础，融会吸收了达尔文进化论新近发展成果，这本书为心脑问题描绘了一幅前所未有的、细致入微的总概观图。

这是一本绝顶好书，其本身就是一个非凡的成就。

卡尔·波普尔(Karl Popper)

1988年2月

前　言

脑的种系发育进化是整个生物进化中最重要的创生过程。人脑超验的创造能力是我们的古人猿（hominoid）先祖经过 900 万到 1000 万年进化的产物。奇怪的是这么重要的科学研究对象至今很少有人问津。猿人（hominid）是怎样变成现代人（*Homo sapiens sapiens*）的，这应该是世界上最神奇的故事。这是我们的故事。作为现代人类的一员，我们每个人都应该认识到，人类之所以有今天都幸亏猿人进化的成功。但是为什么很少有人像本书那样基于从猿人脑到现代人脑的独特演变过程来讲述人猿进化史呢？这或许是因为脑进化论至今仍然缺乏事实依据，或者仍然只是基于未经证实的猜测。认识到有许多因素不是未知就是所知不全，我在这本书里使用大胆猜想的同时，结合理性审慎来讲述这个激动人心的人脑演化史。

当今对某些学科和某些学者来说，攻击达尔文进化论甚至怀疑它的合理性已成为一种时尚。但是本书还是遵循达尔文的生物进化假说，同时也融会了一些新近的发展。比如，用种系进化的间断平衡

理论(1.3 节)以及可能的染色体重组机制(1.4 节)，取代了过去的种系渐变论。 本书只是在最后三章探讨最有争议的意识进化问题时才脱离了达尔文进化论的唯物主义观念。 第 8 章探讨高等动物的意识起源，第 9 章和第 10 章则进一步探讨人猿自我意识超验性的方方面面。

猿人进化一开始就有一个未解之谜。 根据蛋白质年代测定，大约 900 万到 1000 万年前，古人猿的进化分化成两个分支：猿人和类人猿(2.1 节，表 2.1)。 只可惜对最关键的头 500 万年猿人进化史，考古学家几乎找不到任何化石(2.1 和 2.2 节)*。 推测大概是因为那个时期猿人人口数量相当少的缘故。 但就是在这 500 万年期间，猿人进化成了二足行走动物(3.3 节)。 可以推测，从树栖古人猿进化到陆居南方古猿，这之间应该有一系列的进化步骤。 当 400 万年前猿人的化石撩起神秘的面纱时(2.2 节)，猿人的骨骼肌肉系统已经几乎完全适应于二足行走了(图 3.8、图 3.9 和图 3.10)。 但令人吃惊的是，脑的尺寸却增加得很少(图 2.4、图 2.6)。 从四足到二足行走转变的同时必定意味着脑神经机制发生了变化。 拉托利足印化石(图 3.11)是其中最令人称奇的物证。

第 2 章和第 3 章对近几十年来发掘出土的上 400 万年的猿人化石作了一个概述。 脑的进化过程从颅腔铸模上清晰可见(图 2.7 和图 2.9)。为了衡量猿人进化给脑带来的变化，我们有必要用现代类人猿脑来充作古人猿脑的模型。 斯蒂芬(Heinz Stephan)等人通过解剖定位测量了各种灵长类动物脑(包括人脑)皮层核团的大小尺寸，这一卓

* 据《自然》2002 年 7 月的报道，科学家们在非洲中部的乍得发掘出了 700 万年前二足直立行走古猿人的化石。 ——译者

越的研究工作对刻画猿人脑进化助益良多。本书的许多图表就是基于他们测量的尺寸指数制作的。

我们必须认识到，人类灵巧精致的感觉和运动控制神经系统是从高等灵长类动物进化而来的。人类的进化是在高等灵长类动物尤其是古人猿业已完成进化的基础上的继续。灵长类动物绝妙的视觉系统以及适应于立体视觉的双眼就是一个很好的例子(第 6 章)。从灵长类动物到人类的进化过程中，视觉神经通路(包括从双眼到初级视皮层，再到前纹状视觉皮层区)大体没变。其中最重要的大脑皮层，要数灵长类动物与人类最相像(第 8 章和第 9 章)。同样重要的边缘系统(第 5 章)和学习系统(第 7 章)，这两者也是非常相似。

大脑皮层的进化产生了一些执行最重要的人脑功能的新脑区。这其中尤其是语言脑区(第 4 章)是其他灵长类动物所没有的，在类人猿大脑中也至多是相当初级而不成形。这些新脑区在功能上是左右半脑不对称的(第 9 章)。它们不仅在进化上发生得最晚，在个体发育的过程中也是最晚进入工作状态。第 9 章和第 10 章将专注于人类独有的新新皮层(neo-neocortex)以及它的灵知功能。

灵长类的进化明智地遵循了所谓的保守自然法则。这可以总结为一条进化论格言：不为近利丧祖德(不应当因为看上去诱人的眼前得利而放弃祖传的本质要素)。比如灵巧自如的五指不会被蹄爪或者翅膀所取代。人猿进化以脊椎动物有指(趾)四肢为起点，最终转化为非常有用的手和足(3.3—3.5 节)。尤其是手的进化奠定了人猿在进化中的卓越地位，而且通过相应的神经机制的演变，手的功能随着进化而不断完善(3.5 节)。

人们经常会问：是否从古人猿到猿人再到现代人的进化过程是独一无二的？是否只有这一条进化通路才可能造就像我们一样聪明甚

至超越我们的物种？是否有可能其他超智能猩猩开始另一条类似于猿人甚至超越猿人的进化通路？回答绝对是否定的！猿人的进化依赖于远离主体基因库的极小规模隔离种群全或无式的进化演变，而且只有经过几十万年的隔离才能产生新的种群。这样的条件在当今通讯发达的地球上是不可能再现的了！就是在整个进化史上，猿人的进化也只发生了一次，而且在几百万年的漫长岁月间数量微少的猿人人口时时面临着完全灭绝的危险。

因此，我在这本书里描述的猿人进化史不仅是独一无二的，而且在地球上也是永远不会重演的。人类不用担心任何新的竞争对手。

本书着重围绕人脑的进化来阐述意识和自我意识的起源。这两种意识在这个无意识世界中的神秘起源是不可能用物理主义的观点来解释的，这一点是众所公认的。本书的最后三章(第 8、第 9、第 10 章)对这个问题的哲学探讨，导致在第 10 章里对每个人都有体验的自我意识的起源提出宗教的解释。我认为，在我们心智世界的中心(也就是波普尔的世界 II，见图 9.5 和图 10.4)有一个神创的灵魂(divinely created soul)。我在“后语”的后半部分对这一点作了进一步的发挥。

致　谢

在此我向纽约神经科学研究所、埃德尔曼(G. Edelman)教授、加尔(Einar Gall)博士及其助手们，就他们对本书写作提供的宝贵协助表示感谢。我和我太太在该研究所待了两个季度各三个月的时间。在辛格(W. Singer)和克莱(M. Klee)教授的大力协助下，安排托马斯(Hedwig Thomas)小姐及其助手为本书制备了图表。帕特里克·麦克基尔和伊迪·麦克基尔(Patrick and Edie McGeer)博士极为慷慨地让我访问他们坐落于温哥华的研究所，本书的全文在那里输进他们的文字处理机。托拜厄斯(P. V. Tobias)教授就本书有关进化的章节提出了睿智的建议和批评性意见，我对弗罗因德(Hans Freund)和鲍姆加特纳(Gunther Baumgartner)教授就我给他们的几个章节所提出的意见表示感谢。

最后，我想向我的太太，海伦娜·埃克尔斯(Helena Eccles)博士，致以特别的谢意。她全身心地投入到本书创作的所有方面，在为文稿反复打字的同时，也提出许多睿智的批评性意见。

像本书这样性质的图书全靠有好的图表，我对以下出版商和学者慷慨准允使用他们的图表表示感谢：

出版商：Academic Press, Alan R. Liss, Elsevier Science Publishers, Annual Review, Pontificiae Academiae Scientiarum, John Wiley & Sons, MIT Press, Raven Press, Plenum Press, The Royal Society, S. Karger, A. G., Springer-Verlag, Oxford University Press, J. Physiology, Weidenfeld & Nicolson Ltd, Science。其他出版商名按请求列于图表的下方。

作者：斯蒂芬(H. Stephan)、马沙克(A. Marshack)、沃什伯恩(S. L. Washburn)、洛夫乔伊(C. D. Lovejoy)、戴(M. H. Day)、布林克曼(C. Brinkman)、波特(R. Porter)、昂格莱德(L. G. Ungeleider)、琼斯(E. G. Jones)、托拜厄斯(P. V. Tobias)、斯特宾斯(G. Ledyard Stebbins)、霍洛韦(R. L. Holloway)、布鲁克斯(V. B. Brooks)、罗兰(P. Roland)、斯佩里(R. Sperry)、普列马克(D. Premack)、古尔德(S. J. Gould)、艾尔斯(J. F. Iles)、普法夫(D. W. Pfaff)、迈尔(E. Mayr)、休伯尔(D. H. Hubel)、佐佐木(K. Sasaki)、阿科特(K. Akert)、伊藤(M. Ito)、圣阿戈陶伊(J. Szentagothai)、樱井(M. Sakurai)、弗罗因德(H. Freund)、马斯登(D. Marsden)、纳什纳(L. M. Nashner)、利基(M. D. Leakey)、木村(D. Kimura)、孔哈博(H. H. Kornhuber)、凯利(R. B. Kelly)、沃克(A. Walker)、拉基奇(P. Rakic)、特林考斯(E. Trinkaus)、西蒙斯(E. L. Simons)、汉德勒(P. Handler)、辛普森(G. G. Simpson)。

缩略语表

ASL	American Sign Language（美国式手势语）
BoW	body weight（体重）
BP	before present（从前）
BrW	brain weight（脑重）
byBP	billion years before present（数十亿年前）
CBL	cortico-basolateral group of amygdala nuclei（杏仁核皮层—基底外侧部）
CM	centromedial group of amygdala nuclei（杏仁核正中内侧部）
CNV	contingent negative variation（关联性负变）
DNA	deoxyribonucleic acid（脱氧核糖核酸）
EI	encephalization index（大脑化指数）
EMG	electromyogram（肌电图）
EPSP	excitatory postsynaptic potential（兴奋性突触后电位）
EQ	encephalization quotient（大脑化系数）

FSH	follicular stimulating hormone（促卵泡激素）
FSR	functional stretch reflex（功能性牵张反射）
HSN	*Homo sapiens neanderthalis*（尼安德特人）
HSS	*Homo sapiens sapiens*（现代人）
LGB	lateral geniculate body（外侧膝状体）
LLR	long-loop reflex（长程回路反射）
LTD	long-term depression（长时程抑制）
LTM	long-term memory（长时记忆）
LTP	long-term potentiation（长时程增强）
M1	primary motor cortex（初级运动皮层）
myBP	million years before present（数百万年前）
N	newton（牛顿：物理学单位）
NMDA	N-methyl-D-aspartate（氮甲基右旋天门冬氨酸）
PM	premotor cortex（运动前皮层）
rCBF	regional cerebral blood flow（区域性脑血流量）
RNA	ribonucleic acid（核糖核酸）
SI	size index（尺寸指数）
SMA	supplementary motor area（辅助运动脑区）
STM	short-term memory（短时记忆）
STS	superior temporal sulcus（颞上沟）
yBP	years before present（几年前）

世纪人文系列丛书（2005年出版）

一、世纪文库

《印度佛学源流略讲》 吕澂著
《〈马氏文通〉读本》 吕叔湘 王海棻编
《中国制度史》 吕思勉著
《汉语诗律学》 王力著
《清代学术概论》 梁启超著
《秦汉的方士与儒生》 顾颉刚撰
《中国文字学》 唐兰撰
《中国哲学十九讲》 牟宗三撰
《魏晋玄学论稿》 汤用彤撰
《中国文学批评史大纲》 朱东润撰
《诗论》 朱光潜撰
《文献学讲义》 王欣夫撰
《中国目录学史》 姚名达撰
《中国古代服饰研究》 沈从文编著
《中国佛教史籍概论》 陈垣撰
《中国文化要义》 梁漱溟著
《人心与人生》 梁漱溟著
《印度哲学概论》 梁漱溟著
《中国封建社会》 瞿同祖著
《定县社会概况调查》 李景汉著
《藏族宗教史之实地研究》 李安宅著
《〈仪礼〉与〈礼记〉之社会学研究》 李安宅著
《资本主义文明的衰亡》 [英]锡德尼·维伯 比阿特里斯·维伯著 秋水译
《哲学研究》 [英]路德维希·维特根斯坦著 陈嘉映译
《哲学通信》 [法]伏尔泰著 高达观等译
《恶的象征》 [法]保罗·里克尔著 公车译
《国民经济学原理》 [奥]卡尔·门格尔著 刘絜敖译
《协同学——大自然构成的奥秘》 [德]赫尔曼·哈肯著 凌复华译
《我的艺术生活》 [俄]康斯坦丁·斯坦尼斯拉夫斯基著 瞿白音译
《时代的精神状况》 [德]卡尔·雅斯贝斯著 王德峰译
《心灵、自我与社会》 [美]乔治·H·米德著 赵月瑟译
《蒂迈欧篇》 [古希腊]柏拉图著 谢文郁译注
《伦理学原理》 [英]乔治·摩尔著 长河译
《古代人的自由与现代人的自由》 [法]邦雅曼·贡斯当著 阎克文等译
《道德哲学原理》 [英]亚当·弗格森著 孙飞宇 田耕译
《论暴力》 [法]乔治·索雷尔著 乐启良译
《论教育学》 [德]伊曼努尔·康德著 赵鹏译
《教育片论》 [英]约翰·洛克著 熊春文译
《形而上学》 [古希腊]亚里士多德著 李真译
《论三位一体》 [古罗马]奥古斯丁著 周伟驰译
《论李维》 [意]尼克洛·马基雅维里著 冯克利译
《知识分子的背叛》 [法]朱利安·班达著 佘碧平译
《论法国》 [法]约瑟夫·德·迈斯特著 鲁仁译
《确定性的寻求——关于知行关系的研究》 [美]约翰·杜威著 傅统先译

《性经验史》(增订版) [法]米歇尔·福柯著 佘碧平译
《政治科学要义》 [美]加埃塔诺·莫斯卡著 任军锋 宋国友 包军译
《回忆录：1848年法国革命》 [法]阿列克西·德·托克维尔著 周炽湛 曾晓阳译

二、世纪前沿

《想象的共同体——民族主义的起源与散布》 [美]本尼迪克特·安德森著 吴叡人译
《权力与繁荣》 [美]曼瑟·奥尔森著 苏长和 嵇飞译
《知识资产——在信息经济中赢得竞争优势》 [英]马克斯·H·博伊索特著 张群群 陈北译 张群群校
《政治的正义性——法和国家的批判哲学之基础》 [德]奥特弗利德·赫费著 庞学铨 李张林译
《少数的权利——民族主义、多元文化主义和公民》 [加拿大]威尔·金里卡著 邓红风译
《自由主义、社群与文化》 [加拿大]威尔·金里卡著 应奇 葛水林译
《陌生的多样性——歧异时代的宪政主义》 [加拿大]詹姆斯·塔利著 黄俊龙译
《反资本主义宣言》 [英]阿列克斯·卡利尼科斯著 罗汉 孙宁 黄悦译
《驯服全球化》 [英]戴维·赫尔德等著 童新耕译
《为承认而斗争》 [德]阿克塞尔·霍耐特著 胡继华译
《奢侈的概念》 [英]克里斯托弗·贝里著 江红译
《国体与经体》 [英]约瑟夫·克罗普西著 邓文正译
《公民的加冕礼——法国普选史》 [法]皮埃尔·罗桑瓦龙著 吕一民译
《民主的经济理论》 [美]安东尼·唐斯著 姚洋 邢予青 赖平耀译
《作为现代化之代价的道德——应用伦理学前沿问题研究》 [德]奥特弗利德·赫费著 邓安庆 朱更生译
《宪政之谜——国际法、民主和意识形态批判》 [英]苏珊·马克斯著 方志燕译
《自由主义的民族主义》 [以色列]耶尔·塔米尔著 陶东风译
《历史思考的新途径》 [德]约恩·吕森著 綦甲福 来炯译
《走向统一的社会科学》 [美]赫伯特·金迪斯 萨缪·鲍尔斯等著 浙江大学跨学科社会科学研究中心译 汪丁丁等主编

三、袖珍经典

《原始分类》 [法]爱弥尔·涂尔干 马塞尔·莫斯著 汲喆译 渠东校
《实用主义与社会学》 [法]爱弥尔·涂尔干著 渠东译 梅非校
《社会学的基本概念》 [德]马克斯·韦伯著 胡景北译
《历史的用途与滥用》 [德]弗里德里希·尼采著 陈涛 周辉荣译 刘北成校
《奢侈与资本主义》 [德]维尔纳·桑巴特著 王燕平 侯小河译 刘北成校
《道德形而上学原理》 [德]伊曼努尔·康德著 苗力田译
《实用人类学》 [德]伊曼努尔·康德著 邓晓芒译
《图腾制度》 [法]列维·斯特劳斯著 渠东译 梅非校
《为什么美国没有社会主义》 [德]维尔纳·桑巴特著 王明璐译
《图腾与禁忌》 [德]西格蒙德·弗洛伊德著 赵立玮译
《社会形态学》 [法]莫里斯·哈布瓦赫著 王迪译
《信任》 [德]尼克拉斯·卢曼著 瞿铁鹏 李强译
《权力》 [德]尼克拉斯·卢曼著 瞿铁鹏译
《对欧洲民族的讲话》 [法]朱利安·班达著 佘碧平译
《永久和平论》 [德]伊曼努尔·康德著 何兆武译
《相对论的意义》 [美]阿尔伯特·爱因斯坦著 郝建纲 刘道军译 李新洲审校

《对称》 [德]赫尔曼·外尔著 冯承天 陆继宗译
《礼物——古式社会中交换的形式与理由》 [法]马塞尔·莫斯著 汲喆译 陈瑞桦校

四、大学经典

五、开放人文

(一)插图本人文作品

《插图本中国文学史》 郑振铎著
《历史研究》(插图本) [英]阿诺德·汤因比著 刘北成 郭小凌译
《希腊罗马神话》 [德]奥托·泽曼著 周惠译
《英美文学和艺术中的古典神话》 [美]查尔斯·盖雷著 北塔译
《法国史图说》 [法]E·巴亚尔等著 黄艳红等译

(二)人物

《我的大脑敞开了——数学怪才爱多士》 [美]布鲁斯·谢克特著 王元 李文林译
《古多尔的精神之旅》 [英]简·古多尔 菲利普·伯曼著 祁阿红译
《美丽心灵——纳什传》 [美]西尔维娅·娜萨著 王尔山译 王则柯校
《恋爱中的爱因斯坦——科学罗曼史》 [美]丹尼斯·奥弗比著 冯承天 涂泓译
《迷人的科学风采——费恩曼传》 [英]约翰·格里宾 [英]玛丽·格里宾著 江向东译
《福柯的生死爱欲》 [美]詹姆斯·米勒著 高毅译
《伽利略的女儿——科学、信仰和爱的历史回忆》 [美]达娃·索贝尔著 谢延光译
《原子在我家中——我与恩里科·费米的生活》 [美]劳拉·费米著 何兆武 何芬奇译

(三)插图本外国文学名著

(四)科学人文

《植物的欲望——植物眼中的世界》 [美]迈克尔·波伦著 王毅译
《生命的未来》 [美]爱德华·威尔逊著 陈家宽 李博 杨凤辉等译校
《不论——科学的极限与极限的科学》 [英]约翰·巴罗著 李新洲等译
《真实地带——十大科学争论》 [美]哈尔·赫尔曼著 赵乐静译
《第五元素——宇宙失踪质量之谜》 [美]劳伦斯·克劳斯著 杨建军等译
《从混沌到有序——人与自然的新对话》 [比]伊·普里戈金 [法]伊·斯唐热著 曾庆宏 沈小峰译
《费马大定理——一个困惑了世间智者358年的谜》 [英]西蒙·辛格著 薛密译
《机遇与混沌》 [法]大卫·吕埃勒著 刘式达等译
《天遇——混沌与稳定性的起源》 [罗]弗洛林·迪亚库 [美]菲利普·霍尔姆斯著 王兰宇译 陈启元 井竹君校
《伊托邦——数字时代的城市生活》[美]威廉·J·米切尔著 吴启迪 乔非 俞晓译
《上帝的方程式——爱因斯坦、相对论和膨胀的宇宙》 [美]阿米尔·D·阿克塞尔著 薛密译
《不确定的科学与不确定的世界》 [美]亨利·N·波拉克著 李萍萍译
《未来是定数吗?》 [比]伊利亚·普里戈金著 曾国屏译
《林肯的DNA——以及遗传学上的其他冒险》 [美]菲利普·R·赖利著 钟扬 李作峰 赵佳媛 赵晓敏译

世纪人文系列丛书(2006年出版)

一、世纪文库

《文心雕龙札记》 黄侃撰
《词学通论》 吴梅著
《中国小说史略》 鲁迅撰
《中国中古文学史讲义》 刘师培撰
《唐诗杂论》 闻一多撰
《经典常谈》 朱自清撰
《中国历史研究法》 梁启超撰
《论中国学术思想变迁之大势》 梁启超撰
《中国史纲》 张荫麟撰
《中国近代史》 蒋廷黻撰
《当代中国史学》 顾颉刚撰
《书于竹帛：中国古代的文字记录》 钱存训著
《中国文学精神》 徐复观著
《徐复观论经学史二种》 徐复观著
《东西文化及其哲学》 梁漱溟著
《乡村建设理论》 梁漱溟著
《神话与诗》 闻一多著
《中国史学史》 蒙文通著
《经学抉原》 蒙文通著
《中国哲学对欧洲的影响》 朱谦之著
《中国音乐文学史》 朱谦之著
《元代社会阶级制度》 蒙思明著
《国故论衡》 章太炎撰
《周易古史观》 胡朴安撰
《印度哲学史略》 汤用彤撰
《修辞学发凡》 陈望道著
《明末清初的学风》 谢国桢著
《明清之际党社运动考》 谢国桢著
《永宁纳西族的阿注婚姻和母系家庭》 詹承绪 王承权 李近春 刘龙初著
《中华帝国对外关系史》 [美]马士著 张汇文 姚曾廙 杨志信 马伯煌 伍丹戈合译
《启蒙辩证法——哲学断片》 [德]马克斯·霍克海默 西奥多·阿道尔诺著 渠敬东 曹卫东译
《马克思的历史、社会和国家学说——马克思的社会学的基本要点》 [德]亨利希·库诺著 袁志英译
《马可波罗行纪》 冯承钧译
《多桑蒙古史》 [瑞典]多桑著 冯承钧译
《历史哲学》 [德]黑格尔著 王造时译
《政治家》 [古希腊]柏拉图著 洪涛译
《诗学》 [古希腊]亚理斯多德著 罗念生译
《修辞学》 [古希腊]亚理斯多德著 罗念生译
《论怀疑者》 [丹]克利马科斯(克尔凯郭尔)著 陆兴华 翁绍军译
《论灵魂与复活》 [希腊]尼萨的格列高利著 张新樟译 王晓朝校
《文化社会学视域中的文化史》 [德]阿尔弗雷德·韦伯著 姚燕译
《世界历史与救赎历史——历史哲学的神学前提》 [德]卡尔·洛维特著 李秋零 田薇译

《人的问题》［美]约翰·杜威著　傅统先　邱椿译
《科学世界图景中的自然界》［奥］瓦尔特尔·霍利切尔著　孙小礼　黄耀枢　汤侠生等译
《理性、社会神话和民主》［美］悉尼·胡克著　金克　徐崇温译
《历史中的英雄》［美］悉尼·胡克著　王清彬等译
《希腊人》［英］H·D·F·基托著　徐卫翔　黄韬译
《古代城市——希腊罗马宗教、法律及制度研究》［法]菲斯泰尔·德·古朗士著　吴晓群译
《俄罗斯宗教哲学之路》［俄]格奥尔基·弗洛罗夫斯基著　吴安迪　徐凤林　隋淑芬译
张百春校
《一位哲学家与英格兰普通法学者的对话》［英]托马斯·霍布斯著　毛晓秋译

二、世纪前沿

《寻找政治》［英]齐格蒙·鲍曼著　洪涛　周顺　郭台辉译
《公众舆论》［美]沃尔特·李普曼著　阎克文　江红译
《民族与民族主义》［英]埃里克·霍布斯鲍姆著　李金梅译
《民族主义——理论、意识形态、历史》［英]安东尼·史密斯著　叶江译
《重构美学》［德]沃尔夫冈·韦尔施著　陆扬　张岩冰译
《审美经验与文学解释学》［德]汉斯·罗伯特·耀斯著　顾建光　顾静宇　张乐天译
《美国公民权——寻求接纳》［美]茱迪·史珂拉著　刘满贵译
《人类的趋社会性及其研究——一个超越经济学的经济分析》［美]赫伯特·金迪斯
萨缪·鲍尔斯等著　浙江大学跨学科社会科学研究中心译　汪丁丁等主编
《大众传播与美利坚帝国》［美]赫伯特·席勒著　刘晓红译
《还原论的局限——来自活细胞的训诫》［美]斯蒂芬·罗思曼著　李创同等译
《人工智能哲学》［英]玛格丽特·A·博登著　刘西瑞　王汉琦译
《超越增长——可持续发展的经济学》［美]赫尔曼·E·戴利著　诸大建　胡圣等译
《强与弱——两种对立的可持续性范式》［英]埃里克·诺伊迈耶著　王寅通译
《生态政治——建设一个绿色社会》［美]丹尼尔·A·科尔曼著　梅俊杰译
《肉体与石头——西方文明中的身体与城市》［美]理查德·桑内特著　黄煜文译
《欧洲与没有历史的人民》［美]埃里克·沃尔夫著　赵丙祥　刘传珠　杨玉静译

三、袖珍经典

《拉辛与莎士比亚》［法]斯汤达著　王道乾译
《彻底的经验主义》［美］威廉·詹姆斯著　庞景仁译
《现代君主论》［意]安东尼奥·葛兰西著　陈越译
《玛丽——或美国的奴隶制》［法]古斯塔夫·博蒙著　裴亚琴译
《精神分析与宗教》［美]埃里克·弗洛姆著　孙向晨译

四、大学经典

五、开放人文

（一）插图本人文作品

《世界史纲》［英]H·G·韦尔斯著　梁思成等译
《中国俗文学史》郑振铎著
《欧洲漫画史》［德]爱德华·富克斯著　王泰智　沈惠珠译
《希腊罗马神话与传说中的恋爱故事》郑振铎编著

《希腊神话与英雄传说》 郑振铎编著

(二)人物

《原子舞者——费米传》[美]埃米里奥·赛格雷著 杨建邺 杨渭译
《酶的情人——一位生物化学家的奥德赛》 [美]阿瑟·科恩伯格著 崔学军 倪红梅 王伟等译 李照国审校
《玻尔兹曼——笃信原子的人》[意]卡罗·切尔奇纳尼著 胡新和译
《心灵裸舞——凯利·穆利斯自传》[美]凯利·穆利斯著 徐加勇 汤清秀译
《爱因斯坦·毕加索——空间、时间和动人心魄之美》[英]阿瑟·I·米勒著 方在庆 伍梅红译 关洪校
《希尔伯特——数学世界的亚历山大》 [美] 康斯坦丝·瑞德著 袁向东 李文林译
《大自然的猎人——生物学家威尔逊自传》 [美] 爱德华·威尔逊著 杨玉龄译

(三)插图本外国文学名著

(四)科学人文

《倒计时——航天器的历史》[美]T·A·赫彭海默著 朱卫国 向小丽译
《收获之神——生物技术、财富和食物的未来》 [美]丹尼尔·查尔斯著 袁丽琴译
《枪炮、病菌与钢铁——人类社会的命运》[美]贾雷德·戴蒙德著 谢延光译
《灵魂机器的时代——当计算机超过人类智能时》[美] 雷·库兹韦尔著 沈志彦 祁阿红 王晓冬译
《大自然的常数——从开端到终点》[英]约翰·巴罗著 陆栋译
《科学哲学——当代进阶教程》[美]亚历克斯·罗森堡著 刘华杰译
《斑杂的世界——科学边界的研究》[英]南希·卡特赖特著 王巍 王娜译
《复杂性与后现代主义——理解复杂系统》[南非]保罗·西利亚斯著 曾国屏译
《天地有大美——现代科学之伟大方程》[英]格雷厄姆·法米罗主编 涂泓 吴俊译 冯承天译校
《从前有个数——故事中的数学逻辑》 [美] 约翰·阿伦·保罗斯著 史树中 杨杰 熊德华 唐国正译 史树中校
《剑桥五重奏——机器能思考吗》[美] 约翰·卡斯蒂著 胡运发 周水庚 杨茂江译
《涌现——从混沌到有序》 [美] 约翰·霍兰著 陈禹等译 方美琪校
《数字密码》 [美]德里克·尼德曼 戴维·博伊姆著 庄莉译
《地球探赜索隐录——地质学思想史》 [澳]戴维·R·奥尔德罗伊德著 杨静一译
《科学是怎样败给迷信的——美国的科学与卫生普及》 [美]约翰·C·伯纳姆著 钮卫星译
《爱因斯坦在中国》 [美]胡大年著

世纪人文系列丛书(2007年出版)

一、世纪文库

《国史要义》 柳诒徵撰
《殷墟陶器研究》 李济著
《安阳》 李济著
《汉代社会结构》 瞿同祖著 邱立波译
《魏晋南北朝的社会》 蒙思明著
《中国佛教史》 蒋维乔撰
《中国基督教史纲》 王治心撰
《中国社会史论》 熊得山著
《中国戏剧史长编》 周贻白著
《现代中国文学史》 钱基博著
《西方美术东渐史》 [日]关卫著 熊得山译
《气的思想——中国自然观与人的观念的发展》[日]小野泽精一 福永光司 山井涌编 李庆译
《索绪尔第三次普通语言学教程》 [瑞士]费尔迪南·德·索绪尔著 屠友祥译
《思想录——论宗教和其他主题的思想》 [法]帕斯卡尔著 何兆武译
《伦理学》 [德]朋霍费尔著 胡其鼎译
《佛教伦理学》 [英]哈玛拉瓦·萨达提沙著 姚治华 王晓红译

二、世纪前沿

《国家的兴衰》 [美]曼瑟·奥尔森著 李增刚译
《社会权力的来源》(第一卷) [英]迈克尔·曼著 刘北成 李少军译
《社会权力的来源》(第二卷) [英]迈克尔·曼著 陈海宏等译
《真实与惟一的天堂——进步及其评论家》 [美]克里斯托弗·拉旭著 丁黎明译
《神经元经济学》 [美]阿尔多·拉切奇尼等著 汪丁丁 叶航 罗卫东主编
《解构的共通体》 [法]让—吕克·南希著 郭建玲 张建华 张尧均 陈永国 夏可君译 夏可君编校
《生活在极限之内——生态学、经济学和人口禁忌》 [美]加勒特·哈丁著 戴星翼 张真译
《论自由》 [法]雷蒙·阿隆著 姜志辉译
《批判的社会学导论》 [英]安东尼·吉登斯著 郭忠华译

三、袖珍经典

《大学的兴起》 [美]查尔斯·霍默·哈斯金斯著 王建妮译
《大学之理念》 [德]卡尔·雅斯贝尔斯著 邱立波译
《钱袋与永生：中世纪的经济与宗教》 [法]雅克·勒高夫著 周嫘译
《美学原理》 [意]克罗齐著 朱光潜译

四、大学经典

五、开放人文

(一)插图本人文作品

《DNA——生命的秘密》 [美]詹姆斯·沃森著 陈雅云译

（二）人物

《对生命的敬畏——阿尔贝特·施韦泽自述》 [法]阿尔贝特·施韦泽著 陈泽环译
《马克斯·韦伯思想肖像》 [美]莱因哈特·本迪克斯著 刘北成 刘援 吴必康 刘新成译

（三）插图本外国文学名著

（四）科学人文

《现代世界中的数学》 [美]M·克莱因主编 齐民友等译
《世界科学技术通史》 [美]詹姆斯·E·麦克莱伦第三 哈罗德·多恩著 王鸣阳译
《脑的进化——自我意识的创生》 [澳大利亚]约翰·C·埃克尔斯著 潘泓译
《爱因斯坦奇迹年——改变物理学面貌的五篇论文》 [美]约翰·施塔赫尔主编 范岱年 许良英译

目录

1 对本书的评价

3 内容提要

5 作者简介

7 卡尔·波普尔序

9 前言

13 致谢

15 缩略语表

---

1 第1章 生物进化

1 1.1 遗传密码

7 1.2 种系渐变论的现代综合理论

8 1.3 间断平衡理论

10 1.4 原始人进化的遗传机制

12 1.5 有关物种进化起源的几个结论

14 **第 2 章 人类进化概观**
14 2.1 人猿的鼻祖
18 2.2 南方古猿
25 2.3 能人
27 2.4 直立人
30 2.5 尼安德特人
34 2.6 现代人
40 2.7 有关人猿进化的几个问题

44 **第 3 章 原始人脑的进化:灵活敏捷的二足动物**
44 3.1 脑的基本结构特征
49 3.2 脑的主要功能特征
53 3.3 直立,行走,反应
68 3.4 精细运动控制的神经机制
75 3.5 手的技能动作

79 **第 4 章 人猿进化和言语交流**
79 4.1 语言的四个层次
81 4.2 语言表达
82 4.3 人类语言学习
85 4.4 教黑猩猩学语言
92 4.5 大脑皮层及其语言中枢的解剖结构
99 4.6 听觉通路
101 4.7 言语的演进和脑的进化
105 4.8 言语发声机制的进化

107 4.9 语言和适者生存

110 **第 5 章 大脑边缘系统:生殖系统和情绪系统的进化**
110 5.1 解剖结构
114 5.2 大脑边缘系统和情绪表达
117 5.3 大脑边缘系统和下丘脑的药理学
119 5.4 灵长类边缘系统各核团尺寸指数在进化中的变化
121 5.5 人猿进化过程中大脑增大的后果
123 5.6 人科动物的人口策略
130 5.7 利他主义的起源

134 **第 6 章 艺术创造性:视觉—运动神经系统的进化**
134 6.1 灵长类大脑皮层的视觉区
136 6.2 初级视觉皮层的神经响应
139 6.3 立体视觉
141 6.4 前纹状视觉脑区
145 6.5 纹状和前纹状视觉区的脑损伤
147 6.6 研究人脑的视觉响应
152 6.7 视觉的进化
155 6.8 石器文化的进化
156 6.9 骨板雕刻
158 6.10 视觉—构创脑区
159 6.11 造型艺术中的创造性

163 第 7 章 学习记忆的进化
163 7.1 类人猿：古人猿的模特儿
168 7.2 黑猩猩的认知记忆能力
170 7.3 黑猩猩和人类学习之异同
171 7.4 脑容量和记忆的关系
173 7.5 有关学习记忆的神经科学
194 7.6 人类记忆的几个特征
197 7.7 结论

199 第 8 章 心脑问题和进化
199 8.1 引言
200 8.2 非人类动物的意识
202 8.3 意识的进化
206 8.4 心脑问题的哲学
208 8.5 心脑问题的实验测试
215 8.6 涉及心脑相互作用的神经元结构
218 8.7 对两种心脑关系理论的图解比较
220 8.8 有关心脑交互作用的新量子物理学假说
——微位假说
225 8.9 心脑问题的再思考

228 第 9 章 自我的创生及其大脑
228 9.1 解剖上的不对称性
230 9.2 功能上的不对称性
237 9.3 大脑新皮层的模块化结构

238 9.4 进化的顶峰：自我意识的开端
241 9.5 自我的统一性
242 9.6 大脑连合部切开术
248 9.7 大脑不对称性在进化中所起的重要作用
250 9.8 新新皮层是新皮层新近种系进化和个体发育的产物：发育和解剖结构上的证据

256 **第 10 章 人性之人**
258 10.1 有人性的人
260 10.2 文化的进化
263 10.3 生物进化和文化进化
268 10.4 心灵的概念
273 10.5 什么是人性
283 10.6 人性的进化
285 10.7 自我或灵魂的创生

289 **后语 反思和遐想**
296 **参考文献中使用的缩略语**
298 **参考文献**
321 **索引**
343 **附录 约翰·C·埃克尔斯(1903—1997)：一位发现突触抑制效应的神经科学家**

第 1 章　生物进化

1.1　遗传密码

为了通俗地讲解进化过程的基本原理，我们有必要先对细胞的遗传物质——DNA（脱氧核糖核酸）——以及 DNA 遗传密码的运作程式作一个概述。早在 18 亿年前，在单细胞真核生物进化的极早期，DNA 就已经和其他细胞成分隔离开来，只存在于细胞核里了。这种隔离是生物进化过程中的一个重大进展，有利于保护包括繁殖在内的许多关键而复杂的细胞活动。

细胞核中的 DNA 呈紧密环绕的双螺旋结构。如图 1.1 所示，每条螺旋长链由相互交替排列的脱氧核糖和磷酸组成。每个核糖则与四种分子［两种嘌呤基：腺嘌呤（A）、鸟嘌呤（G），两种嘧啶基：胸腺嘧啶（T）、胞嘧啶（C）］中的任一分子相连。每间隔 3.4 埃，两条螺旋长链相连一次（图 1.1）。不是一条链上的 A 与另一条链上的 T 相连，就是一条链上的 G 与另一条链上的 C 相连。所以一小段双螺旋链中的连接配对就可能是这样的：

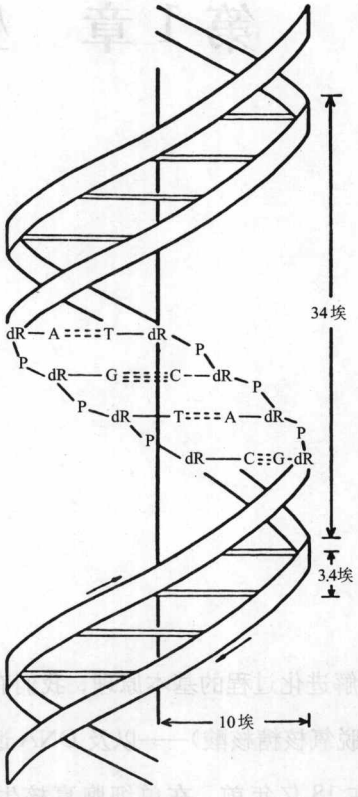


图 1.1　DNA 大分子的双螺旋结构。两条核苷酸长链通过互补配对的嘌呤(A 或 G)和嘧啶(T 或 C)之间的氢键相连接。注意这些连接之间的间距，以及每个螺旋的长度和宽度。

GTAGCAT

CATCGTA

核苷酸密码就这样一一对应地记录在两条链上。图 1.2a 描绘了双螺旋的原子结构，以及由核糖和磷酸组成的两条长链是怎样通过嘌呤基和嘧啶基(A 和 T，C 和 G)之间的氢键互连的。图 1.2b 则解释了 DNA 线性编码是怎样转录到信使 RNA(核糖核酸)的，RNA 又是怎样像计算机程序那样用三联体密码来确定蛋白质各氨基酸片段的(图示共有 5 个氨基酸)。

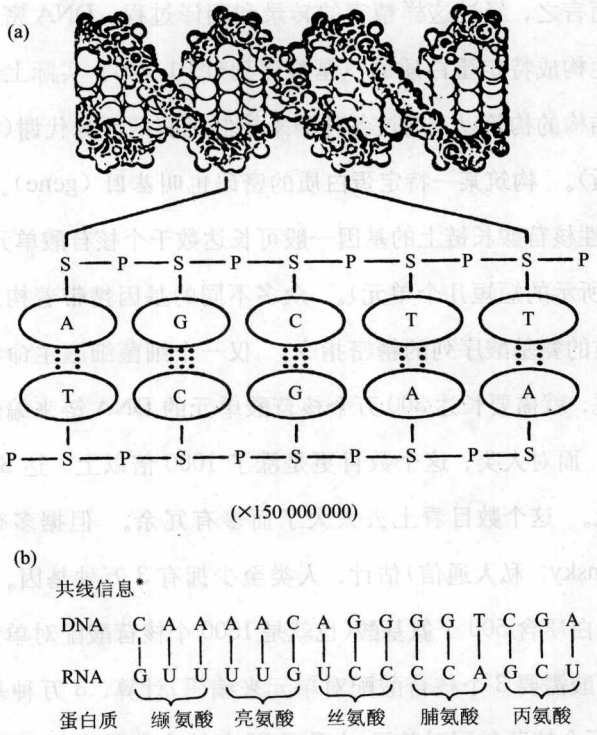


图 1.2 (a)上图：DNA 大分子的原子结构。下图：DNA 中的各种分子连接，S 指脱氧核糖，P 指磷酸，实线表示共价键，虚线表示氢键。(b)一小段 DNA 转录成 RNA，RNA 继而翻译成氨基酸的示意图。(From *Darwin to DNA*, *Molecules to Humanity* by G. Ledyard Stebbins. Copyright © WH Freeman and Co. Reprinted with permission.)

一个细菌的 DNA 长链就有 150 万核苷酸单元。人类 DNA 链更是长达约 35 亿个核苷酸单元，包含了构筑所有人体细胞的初级信息。细胞分裂前，双螺旋分离成两条单链，每条链通过核酸复制酶产生另一条互补链。这样就复制出了两个几乎总是完全相同的双螺旋。构筑和控制细胞的遗传信息就以 A、T、G、C 四种碱基编码在 DNA 核苷酸链上。

---

* 指一一对应的关系。——译者

概而言之，经过这样精密的转录和翻译过程，DNA 密码得以解密而产生构成特定蛋白质的氨基酸序列(图 1.2b)，实际上也就参与了细胞结构的构筑以及通过各种酶来控制细胞的新陈代谢(因为酶也是蛋白质)。构筑某一特定蛋白质的密码也叫基因（gene)。编码在 DNA 线性核苷酸长链上的基因一般可长达数千个核苷酸单元(而不是图1.2中所示的短短几个单元)。众多不同的基因携带着构筑各种特定蛋白质的氨基酸序列的精密指令。仅一个细菌细胞生命活动所需的蛋白质，就需要长达 300 万个核苷酸单元的 DNA 链来编码是并不为过的。而对人类，这个数目更是涨了 1000 倍以上，达 35 亿个核苷酸单元。这个数目看上去太大了而多有冗余。但据多布赞斯基(Dobzhansky，私人通信)估计，人类至少拥有 3 万种基因。若按平均每种蛋白质含 500 个氨基酸(也就是 1500 个核苷酸配对单元，因为每个氨基酸需要 3 个核苷酸配对单元来编码)计算，3 万种基因就需要 4500 万个核苷酸配对单元(大致是 35 亿这个数目的 1.4%)。再考虑到遗传密码多有冗余重复，真正的核苷酸配对单元数目可能要多好几倍而远高于 1.4%这个比例。

更何况哺乳动物整个基因组中至少 30%—70%的基因是“沉默”着的，至今这仍是一个不解之谜。猜测部分原因可能是这些“沉默”且看上去“冗余”的 DNA 片段对有用的基因片段起了间隔作用。

正常情况下 DNA 的复制是相当精确的，从而保证了基因代代相传的稳定性。但有时候 DNA 遗传密码在复制时由于基因突变(gene mutation)而发生了变化。基因突变有时是个别核苷酸复制出错(比如 G 代替了 A)，有时则是一个或几个核苷酸对的缺失或倒位，甚至大段 DNA 片段被倒位。这种复制错误可能导致蛋白质中一种氨基酸

被另一种氨基酸所取代。其效果可能并不影响这个特定蛋白的功能。但绝大多数情况下基因突变对有关个体的生存和繁殖是有害的，所以这个个体会被自然选择过程所淘汰。

只在极少数情况下基因突变会有利于生存和繁殖。这样的基因突变会子子孙孙传下去，从而提高具有这种突变的生物小群落的生存率。经过许多代的*自然选择*(natrual selection)，这种有利的突变继而扩散到整个种群，导致种群基因型的细微变化。随后另一个突变选择过程以同样方式加入新的变化，依此类推。

这就是现代版达尔文(Darwin)*自然选择或适者生存*(survival of the fittest)理论的本质基础。有利的基因突变被选择，不利的基因突变则被淘汰。这样，起初纯属偶然的基因突变，通过自然选择，造就了所有生命体不可思议的结构和功能特征，以及惊人的适应能力和创造性。按这样的程式，进化论纯粹是一个生物学过程，其中各种运行机制已基本上被研究得很透彻了，而且对从极其原始初级的简单生命形式到其后所有生命体的发生和发展都可作出满意的解释。因此，现代进化论理所当然地被广泛接受。源于达尔文和华莱士(Wallace)的进化论应该算是人类最伟大的思想成就之一。然而进化论也需要更新改造(1.2节、1.3节)。

新近的研究进展使我们认识到，许多DNA复制出错基本上是中性的。比如，由基因突变引起的部分氨基酸序列的变化可能对这一特定蛋白质发挥功效并不至关重要。或者，DNA上发生基因突变的片段并不参与转录构筑蛋白质，因而有选择地保持了中性。总有一天，大量这样的中性突变积聚起来最终显著地改变了一个种群的DNA。而一旦生存环境有变，这些基因突变就有可能不再呈中性了。

细胞核中的DNA双螺旋若都连在一起可达2米长。但它们并不都连在一起，而是分成许多段。这就是通常在细胞作减数分裂时可观察到的染色体。人类整个基因组分成23对染色体，每对染色体都各有其特征(图1.3)。在细胞作减数分裂时，染色体及其所含的DNA一分为二产生性细胞(卵子或精子)。如果性细胞受精成功，新的完整DNA重新组成，其组成成分则是来自卵子和精子各占一半。

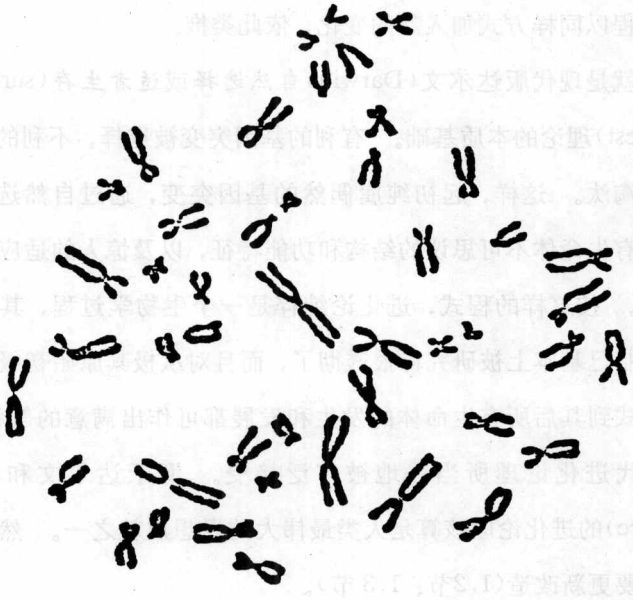


图1.3 一人类女性的整组染色体照片(放大了1.5万倍)。正常人有46条染色体。(Handler，1968.)

现存的四种人猿首科动物(表2.1)有着极为相似的染色体构造。三种类人猿(黑猩猩、大猩猩和猩猩)各有48条染色体。而人类的两条染色体通过着丝粒融合联在一起，因此有46条染色体(图1.3)。除此之外，这四者的染色体在其他方面也很相近，甚至染色体带型的细节都非常相似。

1.2 种系渐变论的现代综合理论(Mayr，1963)

自达尔文以来，众所公认，生物物种作为一种单元在进化过程中起了重要作用。每个物种由一定的聚居种群组成，而不只是一些不相干个体的集合。由于繁衍规范，各个物种在生殖上是互相隔离的。即使是非常相似的物种，尽管同域而生、同地共处(sympatric coexistence)，彼此间也不会发生杂交。“每个物种都是一个精致构筑的遗传系统，都是经过一代又一代的自然选择而适得其所地在其生存环境中落定一定的栖身场所。”(Mayr，1963，p.109)

依达尔文进化论来看，古生物学已经解释了，每个新物种的形成是由祖祖辈辈栖息于一处的众多个体经过极其缓慢地进化演变而来的。埃尔德雷奇和古尔德(Eldredge and Gould，1972)称之为种系渐变论(phyletic gradualism)。可惜的是，这种渐变在化石记载中找不到依据。经典进化论学者将此归因于化石记载的不完整。但是化石记录显示，进化过程多呈急剧的跳跃式突变。尽管基因代代相传时发生的突变、重组和缺失给每个物种带来了基因的多样性，但这种多样性总还是有限的。由于同一个种群内可以自由交配传代，这对其基因流(gene flow)有群体均匀化作用，从而限制了种群基因的多样性。当然，任何一个有性生殖的群落中不可能存在两个遗传上完全等同的个体(Mayr，1963)，除非是同卵双生。

尽管基因流有群体均匀化作用，种系渐变的现代综合理论(modern synthetic theory of phyletic gradualism)“还是继承了由局部群落外推的传统做法，仍然采用地域性适应变种模型(通过自然选择，祖先基因逐渐被后代突变了的基因所取代)作为物种起源的模式”(Gould，1982，p.134)。这一综合概念被称之为同源同域连续性(sympatric continuity)。然而，迈尔(Mayr，1963)指出，相互隔

离的小群落可能会使物种形成更快更有效。但是，尽管是生存于周边地域，这些隔离种群仍是同地共处的。这个模型仍然遵循种系渐变论的原则，认为物种最终得以形成是世世代代许许多多细微的适应性变化积累的结果。小隔离种群的好处只是在于它们能抵消基因流的群体均匀化作用。

1.3 间断平衡理论

埃尔德雷奇和古尔德(Eldredge and Gould, 1972, p.94)提出了*异域物种形成*(allopatric speciation)的理论。他们认为，

> 只有当一个局部小群落栖息于其祖辈生活区的边缘地带而且与其祖辈隔绝的情况下，新的物种才能产生。这样的局部小群落被称为*边缘隔离种群*(peripheral isolates)。如果各种隔离机制(isolating mechanisms)能够阻止新基因型在未来遭遇其祖辈时其基因流回归到起始状态的话，一个边缘隔离种群才会演变成一个新物种。因此按地域隔离理论，新物种的化石不会出现在其祖辈的栖息地。

埃尔德雷奇和古尔德(Eldredge and Gould, 1972)推测，与物种存活期相比，新物种的发生历时甚短。而且栖息于边缘地带的新物种就算有朝一日回到祖辈生活区，它们也会同域共处，而不会杂交繁殖。化石记载也印证了这一点。这样物种长期停滞的平衡态不时地被异域物种形成所打破。这就是所谓的*间断平衡*(punctuated equilibria)。

如前所述，经自然选择积累起来的连绵不断的单元基因突变，是

种系渐变论的基础。而今新的理论可以解释时断时续的、呈跳跃式的进化现象。边缘隔离种群只需几个世代的时间就能导致物种形成所需的重大染色体变化。因此，物种的形成可能更依赖于基因调节和重排，而不像种系渐变论所认为的依赖于基因突变产生新基因。而且重大表型变化可能是由调节性基因定时作用的变化引起的，从而导致新物种的形成(Bush *et al.*, 1977)。卡尔森(Carson, 1975, p.88)提出，

> 物种形成的起因以及导致新物种形成的基因突变，很有可能是由一系列突变性随机基因变化引起的……封闭变异系统中，互相作用的非突变超基因*不同寻常地受迫重组，可引发这种突发性随机基因变化……我认为，这种基因瓦解又重组的周期性循环是物种形成的核心基础。

与种系渐变论(认为适应性自然选择对随机点突变起关键调控作用)相反，上述间断平衡理论所提出的跃变性物种起源不是适应性的。隔离种群繁衍伴随大量快速跃变性基因突变发生在先，而并非自然选择适应的结果。古尔德(Gould, 1972)甚至争辩道，尽管跃变性物种形成也为随后的自然选择提供了物质基础，但这两种理论实在是大相径庭的。种系渐变论认为，点突变导致局部种群拥有变异遗传因子，这个过程是连续不断的、极其缓慢的，通过自然选择而呈适应性的。而间断平衡理论则认为，跃变性的新物种形成是不连续

---

* 超基因(supergene)指紧密连接在一起的基因组群，呈大染色体片段，通常作为遗传单元一起运作。——译者

和非适应性的，自然选择只是起了辅助性的作用。

跃变性物种形成很有可能产生具有极端特征的怪物。饶有讽刺意味的是，这种怪物被称为*好希望怪物*(hopeful monster)。虽然其生存与否可能由自然选择来决定，但对好希望怪物的起源和发展趋势的本质性约束却并不能套用自然选择模型来解释。它的出现是自身遗传继承下来的个体发生机制的结果(Gould，1982，p.142)。

要理解人科动物的进化过程，还得谈谈新物种的繁衍规范。比如说，一个边缘隔离种群进化成了一个新物种。就算这个新物种回到其先祖栖息地，与其祖先种群同地共处，也能不被祖先的基因流所吞没而继续保持其新物种的特性。由于不同物种之间是无法生育传代的，基因流也就起不了作用。马和驴的交配是大家都熟悉的一个例子。这两个物种的基因结构非常相近，驴的精子可使马的卵子受孕而生育骡子。这种混合基因结构具有非常有效的个体发生机制，能生育强壮的杂种。但是骡子是不能生育的。由于马和驴的DNA并不相同，尤其是在基因间起间隔作用的DNA片段不相像，两者的DNA链在繁衍时无法有效地重合在一起。这就导致雄骡生殖细胞中高度畸形的基因组合，从而无法授精传代(Stebbins，1982)。

1.4 原始人进化的遗传机制(White，1978)

本书后续章节将基于化石来研究原始人的进化，在此对进化过程的基因机制先进行理论探讨尤为重要。原始人进化的许多关键事件并没有留下化石记载。比如，原始人由树栖到陆栖且用二足行走的重大转变应该伴随着骨盆和腿骨的显著适应性变化(图3.9)，但至今仍没有找到反映这一转变的化石。我们的确需要更完整的化石记录。

猿和人的生化结构有着相当显著的相似性。DNA可用来衡量灵长类和人之间的遗传相似性。双链DNA可被细分为许许多多短小的单链(图1.1、图1.2a)。如果是一个人的DNA单链与另一个人的DNA单链相配对，形成的将是完美的双螺旋结构。但如果用其他动物的DNA单链与人类的DNA单链相配对，所有可能组合的有效程度则取决于两者DNA序列的相似程度。依此量度物种相似性，如表1.1所示，人与黑猩猩之间只有2.5%的基因不相同，而与其他灵长类动物则有较大差异。这些DNA差异百分比与分类学上的预期相吻合。相应地，由基因转录和翻译产生的蛋白质(图1.2b)，人与黑猩猩也是差别不多，但与其他猩猩以及猴和狐猴的差异则逐渐递增(与表1.1的预期相吻合)。萨里奇和克罗宁(Sarich and Cronin, 1977)已经用这种蛋白质差异来估计进化过程的时间进程，尤其是原始人进化中人与黑猩猩分岔的时刻。这种分子钟告诉我们，人猿首科动物大约历经了500万到1000万年的时间而分化成人科动物和类人猿这两支。

表1.1　物种之间DNA核酸序列的差异百分比

人/黑猩猩	2.5	人/(新大陆)卷尾猴	15.8
人/长臂猿	5.1	人/狐猴	42.0
人/(旧大陆)绿猴	9.0		

(From *Darwin to DNA*, *Molecules to Humanity* by G. Ledyard Stebbins. Copyright © 1982 WH Freeman and Co. Reprinted with permission.)

一般来说，基因突变多带有不利影响，这一点已为遗传学家所公认。只有极其微小的一部分突变是有益的，从而为进化提供了物质基础。每个人每1万个基因里有1个基因在传代时会以很小的概率发生突变。这个概率大约是在1/250 000到1/10 000之间(Dobzhansky, 1960)。如果突变是有害的，那就会被自然选择所淘汰。突变有的

时候会有双重效应。比如镰状细胞贫血症作为血液疾病是有害的，但是有这种病的人对疟疾却有更强的抵抗力。所以最终带有这种遗传缺陷的人还是能够传宗接代。不过像(小儿)眼癌这样的例子，其效应多是有害的。造成这种疾病的基因在每5万个性细胞中才出现一次，而且不治疗的话这种病总是致命的，所以经自然选择而得以控制。可如今70%这种基因的携带者经治疗能成年，并将这种疾病传给他们下一代中的一半人。这就提出了一个伦理问题：这些人应该有下一代吗？(Dobzhansky，1960。)这只是人类遗传学所面临的众多复杂问题中的一个例子。

1.5 有关物种进化起源的几个结论

埃尔德雷奇和古尔德(Eldredge and Gould，1972)认为，以地质年代为尺度的生物进化过程不是处于静态平衡就是呈现跳跃式突变，而渐变并不是物种所处的常规状态。一个物种在其栖息地中心的中央群体可能不时地会呈现一些次要的适应性变化，但都只是同一物种的一些变种，戈尔德施米特(Goldschmidt，1940)称之为形形色色的死胡同。中心栖息地强大的基因流的均匀化作用有效地抑制了这些新物种形成的萌芽。古尔德(1982)提出，物种形成是宏观进化的基础，是急速进化分支发生过程中的一步。与以百万年计的物种存活期相比，这一过程至多只需几千年的时间。古尔德提出了间断平衡理论，其影响之一是在生物学里修复了生物体(organism)的概念。这一概念通常为种系渐变论的还原论观念所忽略。种系渐变论认为遗传变异为自然选择提供了物质基础，而生物进化的走向则完全是由自然选择来决定的。而在间断平衡理论看来，跃变发生在任何自然选择作用之前，自然选择只对已经生成的新物种起作用。个体发生

在前，自然选择在后。生物体是“以有趣而复杂但又可以理解的方式来左右它们自己的命运的。进化生物学应该重新启用生物体的概念”(Gould, 1982, p.144)。

生物体的概念对原始人进化许多课题的研究是极为重要的。图1.4概略地描述了基因在构筑生物体过程中的复杂关系。基因以图1.2b所示的运行方式产生蛋白质，而这些蛋白质(尤其是酶)通过极为复杂的个体发生过程确定特定生物体的种种特征。

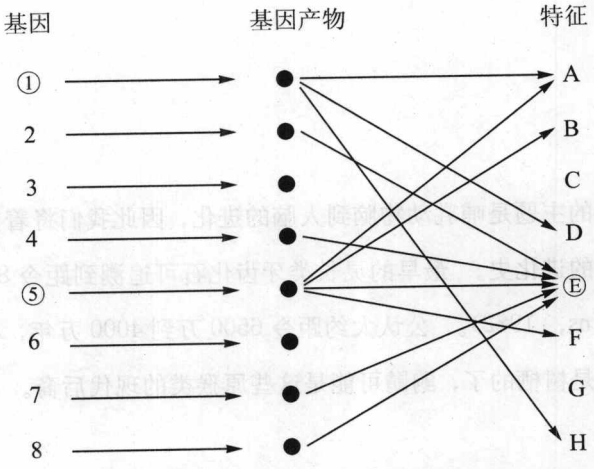


图1.4 某一基因产物可影响许多生物体特征；而某一生物体特征可能受到许多基因产物的影响。(Reproduced by permission, Mayr, *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press, 1963.)

第 2 章　人类进化概观

本书的主题是哺乳动物脑到人脑的进化，因此我们将着重于灵长类动物脑的进化史。最早的灵长类牙齿化石可追溯到距今 8000 万年前(Stebbins，1982)。公认大约距今 6500 万到 4000 万年，小型灵长类动物已是树栖的了，鼩鼱可能是这些原猴类的现代后裔。

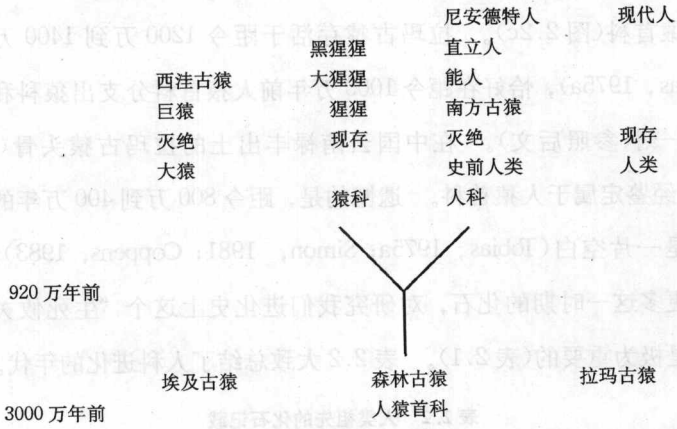
2.1　人猿的鼻祖(Tobias，1975a；Simons，1981；Coppens，1983)

本章的研究对象是我们的祖先人猿首科动物的化石(表 2.1)。现存的猿科动物，即各种猩猩，也是人猿首科的一支。在埃及沙漠的法尤姆地区发现的树栖人猿首科动物化石可追溯到距今 3000 万至 3500 万年前。当时法尤姆还是郁郁葱葱的热带森林和沼泽地带。这些化石有的属于埃及古猿(*Aegyptopithecus*)这一支，它们很有可能是现代猿和人的共同祖先(Pilbeam，1972；Simons，1983，1985)。

如表 2.1 所示，作为现代猿和人的直接先驱，森林古猿(*Dryopithecus*)可能是人科动物中最早的一支。大约距今 3000 万到 1200 万

年前，它们活跃于相当广大的地区。有名的是出土于肯尼亚的两枚距今约1600万年的头骨［起名为“总督”（*Proconsul*）］，它们和肯尼亚古猿（*Kenyapithecus africanus*）是近亲（Pickford，1985）。

表 2.1　人猿首科动物、人科动物和猿的进化序列表



尽管森林古猿广泛地分布于世界各地（包括匈牙利、希腊、土耳其、印度和肯尼亚），人猿进化的下面几步［包括南方古猿（*Australopithecus*）和能人（*Homo habilis*）］却只发生在非洲（图2.1）。人们不禁要问，为什么只有非洲的森林古猿参与了原始人类的进化？我认为南方古猿的起源标志了进化上的一个罕见的独特转变，这一转变正像埃尔德

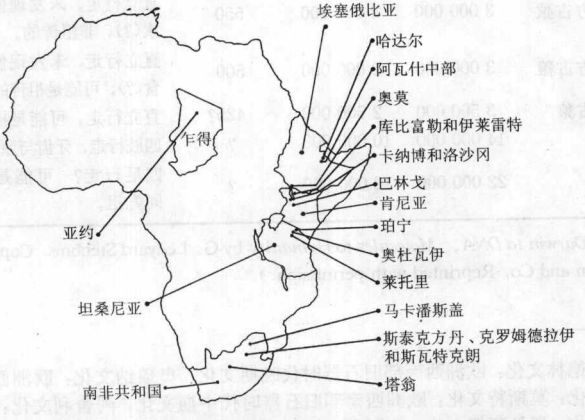


图2.1　非洲原始人进化化石出土地地图（Tobias，私人通信）。

雷奇和古尔德(Eldredge and Gould, 1972)的间断平衡理论(1.3 节)所假想的那样。进化很可能只局限于森林古猿隔离在非洲的小群落，而其余的群落最终走向了灭绝(表 2.1)。

至今拉玛古猿(*Rama pithecus*)仍因其颚骨和牙齿的结构而分在了人猿首科(图 2.2c)。拉玛古猿存活于距今 1200 万到 1400 万年前(Tobias, 1975a)，恰好在距今 1000 万年前人猿首科分支出猿科和人科的前一刻(参照后文)。在中国云南禄丰出土的拉玛古猿头骨(Wu, 1984)经鉴定属于人猿首科。遗憾的是，距今 800 万到 400 万年的化石几乎是一片空白(Tobias, 1975a; Simon, 1981; Coppens, 1983)。发掘出更多这一时期的化石，对研究我们进化史上这个“生死攸关”的阶段是极为重要的(表 2.1)。表 2.2 大致总结了人科进化的年代。

表 2.2 人类祖先的化石记载

种或属	出现年代(年前)	灭绝年代(年前)	平均头颅容量(毫升)	其他特征
现代人	30 000	仍存活	1330	马格德林文化、奥瑞纳文化和现代文化。
克罗马农人 尼安德特人	100 000	30 000	1470	莫斯特文化。最早的典礼仪式。
古人	300 000	200 000	1300	晚期阿舍利文化。
直立人	1 300 000	400 000	950	阿舍利文化。最先用火。
能人	2 000 000	1 600 000	700	奥杜瓦伊文化。最先使用人工打制石器。
粗壮型南方古猿	3 000 000	2 000 000	550	直立行走，未发现使用工具。食素(?)，非祖传的。
纤细型南方古猿	3 000 000	2 000 000	500	直立行走，未发现使用工具。杂食(?)，可能是祖传的。
阿法南方古猿	3 500 000	2 500 000	425?	直立行走，可能是祖传的。
拉玛古猿	14 000 000	10 000 000	?	四肢行走，牙齿与原始人科相近。
森林古猿	22 000 000	12 000 000	?	四足行走？可能是猿和人的共同先祖。

(From *Darwin to DNA*, *Molecules to Humanity* by G. Ledyard Stebbins. Copyright © 1982 WH Freeman and Co. Reprinted with permission.) *

* 马格德林文化：欧洲西南部旧石器时代晚期文化；奥瑞纳文化：欧洲西南部旧石器时代晚期文化；莫斯特文化：欧洲西南部旧石器时代中期文化；阿舍利文化：欧洲旧石器时代早期文化；奥杜瓦伊文化：非洲东南部旧石器时代文化。——译者

人猿首科动物和原始人的下颚骨，尤其是牙齿，是保存得最完好的化石。对牙齿化石的鉴别归类已是一门带高度技术性的学科。牙齿时常是原始人仅存的化石。这里我们以图示来介绍下颚骨及牙齿的进化变迁。图 2.2a 所示黑猩猩的下颚骨，其牙槽以两颗大犬齿为端点，左右两侧牙床相平行。森林古猿的牙槽(图 2.2b)呈 10° 分岔，但其犬齿仍然很大。拉玛古猿的下颚骨(图 2.2c)进化为 20° 分岔，南

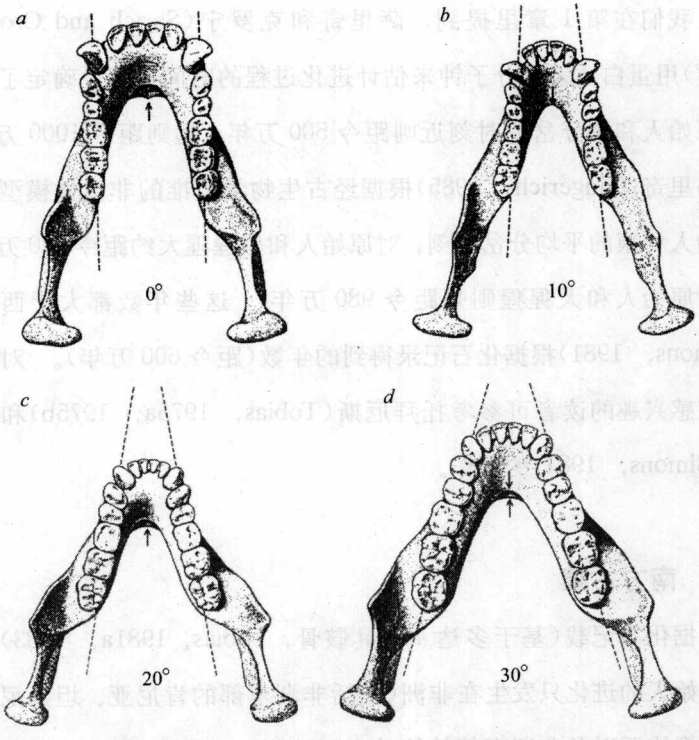


图 2.2　四种下颚骨(其中三种是灵长类化石，加上现代黑猩猩作为比较)尾部分岔程度的差别。(a)现代黑猩猩的下颚骨，其牙槽呈 U 形，左右牙床相互平行，尾部呈 0° 分岔。(b)修复的森林古猿下颚骨，左右牙床尾部呈 10° 分岔。(c)修复合成的拉玛古猿下颚骨，左右牙床尾部如果保存下来的话呈 20° 分岔。(d)修复的南方古猿下颚骨，左右牙床尾部通常呈 30° 分岔。随后的原始人下颚骨化石呈更大的分岔角度。图中箭头所指的上下隆凸(牙槽拱壁)在这些物种之间也有差别。现代黑猩猩有相当大的搁板状下隆凸，而森林古猿的上隆凸占优势。拉玛古猿和南方古猿则上下隆凸都有。(From '*Ramapithecus*' by E. L. Simons. Copyright © May 1977 by Scientific American Inc., all rights reserved.)

方古猿(图 2.2d)更是呈 30° 分岔。拉玛古猿的犬齿也变小了，而南方古猿的犬齿则更是小到和智人(*Homo Sapiens*)差不多了。

现代人颚骨齿列的精美造型与猩猩的颚骨形成鲜明对照，后者的牙床尾部像黑猩猩(图 2.2a)那样几乎是平行的。图 2.3、图 2.4、图 2.8 和图 2.10 展示了颚骨齿列在原始人各个进化阶段的造型。托拜厄斯(Tobias，1975a)指出："不同的人猿首科动物进化为原始人类，体现为不同程度上不同体征的改变。这一过程并不具有共同的主导特征。"

我们在第 1 章里提到，萨里奇和克罗宁(Sarich and Cronin，1977)用蛋白质差异分子钟来估计进化过程的时间进程，确定了进化中原始人和猿分岔的时刻近则距今 500 万年，远则距今 1000 万年。金格里奇(Gingerich，1985)根据经古生物学校准的非线性模型得出原始人和猿的平均分岔时刻，对原始人和黑猩猩大约距今 920 万年，而对原始人和大猩猩则是距今 980 万年。这些年数都大于西蒙斯(Simons，1981)根据化石记录得到的年数(距今 600 万年)。对其中细节感兴趣的读者可参考托拜厄斯(Tobias，1975a，1975b)和西蒙斯(Simons，1981)的著作。

2.2 南方古猿

据化石记载(基于多达 400 具骸骨，Tobias，1981a，1983)，早期原始人的进化只发生在非洲(包括非洲东部的肯尼亚、坦桑尼亚、埃塞俄比亚以及非洲南部的德兰士瓦地区)。达特(Dart)于 1925 年首先在塔翁(位于南非北部)发掘出了一枚保存得相当完好的头盖骨。这具少年头盖骨(图 2.3)的脑容量远低于 500 cc(毫升)(Tobias，1971)。但如果对年龄和身高作了校准，其脑容量实际上略大于现代猩猩。而且这些出土的南方古猿骸骨都证实了它们具有二足行走的

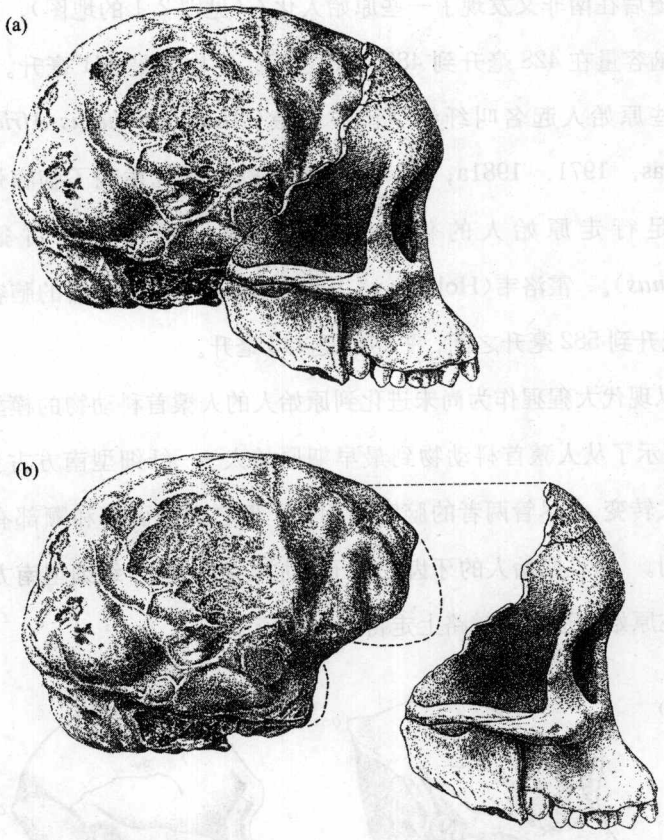


图 2.3　塔翁少年头盖骨，第一具出土的南方古猿化石。(a)部分头盖骨化石(包括面骨、上颚骨和部分下颚骨)与其大脑颅腔自然铸模化石。(b)大脑铸模化石与头盖骨化石分开展示，可见部分前额叶和颞叶(以虚线标出)没有以化石形式保存下来。(From 'Casts of fossils of hominid brains' by R. L. Holloway. Copyright © July 1974 by Scientific American Inc., all rights reserved.)

能力(3.3 节)。托拜厄斯(Tobias, 1981)计算了现代猩猩的平均脑容量。为了消除两性差异的影响，下列的平均数是基于雌雄两性的大样本数据计算的：

黑猩猩	394 毫升
大猩猩	506 毫升
猩猩	411 毫升

随后在南非又发现了一些原始人化石(见图 2.1 的地图)，其中六枚的脑容量在 428 毫升到 480 毫升之间，平均值是 441 毫升。达特给这些原始人起名叫纤细型南方古猿(*Australopithecus Africanus*)(Tobias，1971，1981a，1983)。在非洲东部也发现了脑容量不大的二足行走原始人的化石，并归类于纤细型南方古猿(*A. africanus*)。霍洛韦(Holloway，1983)提到其中六具化石的脑容量在 400 毫升到 582 毫升之间，平均值是 445 毫升。

以现代大猩猩作为尚未进化到原始人的人猿首科动物的模型，图 2.4 展示了从人猿首科动物到最早期原始人——纤细型南方古猿——的巨大转变。尽管两者的脑容量相像，但它们的面部和颚部有很大的不同。而且原始人的牙齿变小了，尤其是犬齿。纤细型南方古猿已经在原始人进化的道路上走得相当远了。

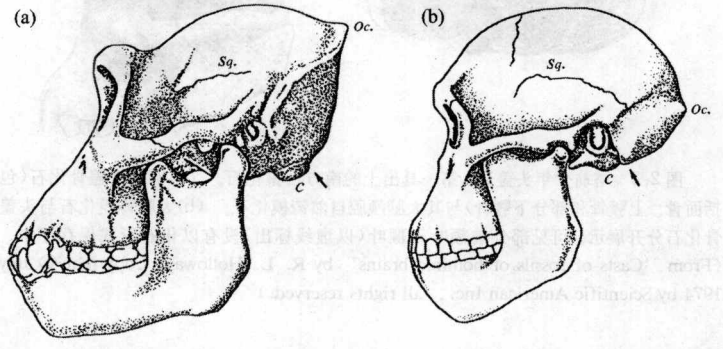


图 2.4　雌性大猩猩(a)与纤细型南方古猿(b)的头盖骨相比较。项区(Oc.)的高度以及枕骨大孔(箭头所指)和髁状突(C)的位置与朝向都有明显的差异。由于门齿变小而且牙槽缩拢于面部之下，纤细型南方古猿的面部也变短了。(Le Gros Clark，1964 © University of Chicago.)

就东非和南非原始人化石之间的关系问题曾经有过一段不幸的争议。20 世纪 60 年代在坦桑尼亚的莱托里(图 2.1)出土了一系列的原始人化石(距今 380 万年)，随后 70 年代在埃塞俄比亚的哈达尔(图 2.1)

又发掘出了大量的原始人化石。修复的头骨揭示这些原始人的脑容量与南非的纤细型南方古猿相近，骨架化石也证实其具有二足行走的能力。

哈达尔化石的年龄大约在距今310万到260万年左右，这与南非化石的年龄（距今300万到250万年左右）基本相同（Tobias，1981a）。但约翰松和怀特（Johanson and White，1979）用离奇的分类学理由把关系疏远的哈达尔化石和莱托里化石归并为一个新的物种，起名叫阿法南方古猿（*Australopithecus afarensis*，源于埃塞俄比亚的阿法地名）。要知道，莱托里和哈达尔相隔1600公里，而且两地原始人的存活期相距60万年。被他们这样一分，存活于南非德兰士瓦以及埃塞俄比亚奥莫地区（图2.1）的纤细型南方古猿与存活于坦桑尼亚莱托里、埃塞俄比亚奥莫和肯尼亚库比的所谓阿法南方古猿就脱离了关系（Johanson and White，1979），从而也就使前者与原始人由阿法南方古猿到能人的进化主线脱了节。

托拜厄斯（Tobias，1981a）以及其他一些学者对把阿法南方古猿归类成一个新物种的学说提出了强有力的批评。他们指出，哈达尔和莱托里的化石与德兰士瓦的纤细型南方古猿化石之间的差别并没有大到必须把它们分成两个不同物种的程度。约翰松（Johanson，1985）曾列举了22个形态学特征上的差异来为阿法南方古猿值得归类于一个新物种辩护。但他所列出的特征看来只是一些次要的定量差异或概率上的差异，属同一物种但生存于不同地区不同时期的个体会有如此差异是很平常的事（Tobias，1981a）。

就本书的话题而言，我们将采用图2.5所示的原始人家谱，同时也认识到纤细型南方古猿物种内部的多样性。在南方古猿数百万年的漫长进化过程中，出现一些局部变种甚至于亚种是毫不奇怪的。

托拜厄斯(Tobias, 1983)提议用地名来标志这些亚种：

A. africanus transvaalensis 德兰士瓦南方古猿

A. africanus tanzaniensis 坦桑尼亚南方古猿

A. africanus aethiopicus 埃塞俄比亚南方古猿

纤细型南方古猿的进化有可能呈地域性网状(reticulate)联系结构，也就是说各个群落在相互分离时进化成亚种，而在地域性重组阶段，亚种间又有混种交配繁殖。这样，基因流的作用使得整个物种实际上处于静态平衡，从而保持了物种的完整性。但在大约 250 万年前，纤细型南方古猿经历了一场急剧的分支发生(图 2.5)过程。

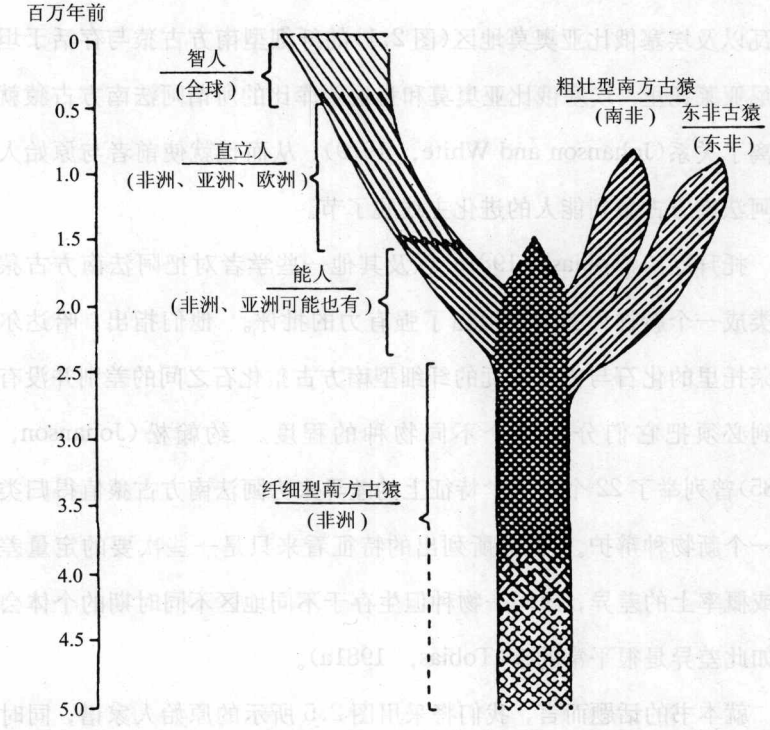


图 2.5 原始人种系发生图。左侧坐标以距今百万年为单位。莱托里和哈达尔古猿(即所谓的阿法南方古猿)可能处于种系发生“树干”淡纹阴影的底部。(Tobias, 1983.)

南方古猿与其人科动物祖先相比有三点明显的差异：第一点是直立的体态和二足行走的能力(第 3 章)，第二点是齿列的变化以及缩小的犬齿(图 2.2d)，第三点(也是最重要的一点)是其脑容量相对其体重略有增长(图 2.6)。 2.1 节对第二点已有所介绍，而对第一点我们将在 3.3 节里作详尽讨论。 现在我们来谈谈第三点。

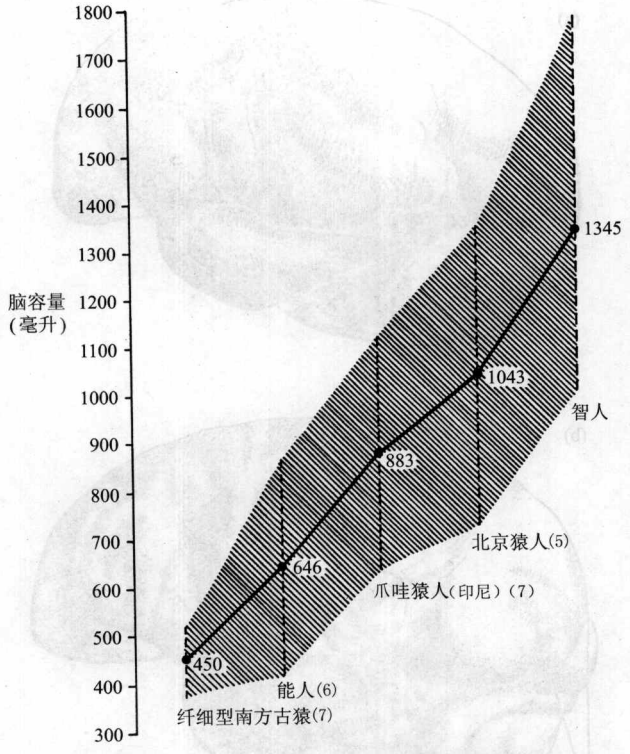


图 2.6　五种原始人的平均脑容量以及其 95% 人口置信范围。 经 300 万年的进化，原始人的绝对脑容量增长了三倍。 (Tobias, 1983.)

古猿头盖骨出土时多支离破碎，但当今精巧的重构技术可恢复其原貌(见图 2.7 和图 2.9)。 使用专门的颅腔塑料铸模技术，考古学家能基于头盖骨化石来重构脑的外观模型(Holloway, 1974, 1983)。 罕见的是像图 2.3b 那样的塔翁颅腔自然铸模化石(且与前端头盖骨相

连），也就是说塔翁少年头盖骨出土时颅腔内为钙化沙石所填满而形成其脑的自然铸模。南方古猿与现代猩猩的颅腔铸模相比，脑的形状和大小并没有多少差别（图 2.7）。南方古猿至多在下前脑叶（也就是人类布罗卡语言区的大致位置）和上顶脑叶略有增长（Tobias，1983；Holloway，1983）。

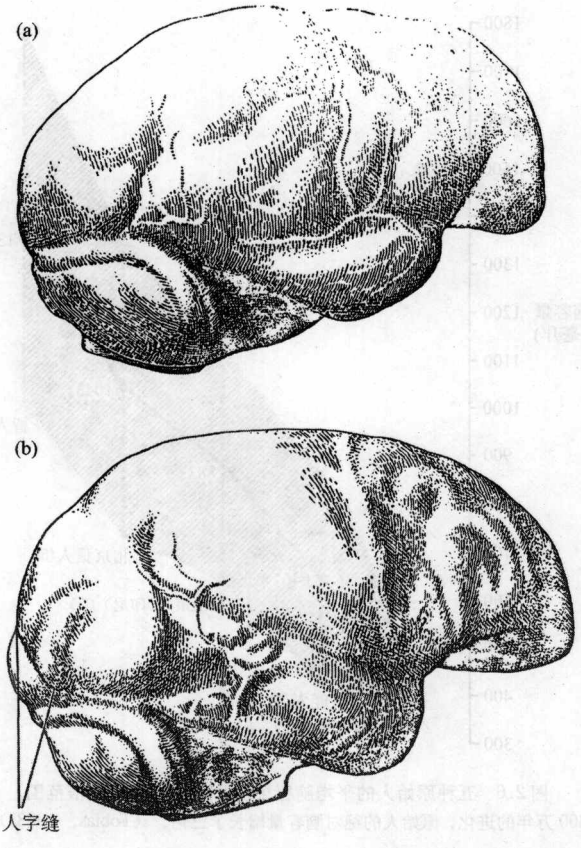


图 2.7　颅腔铸模：(a)黑猩猩；(b)纤细型南方古猿。两者大脑皮层的脑回和脑沟痕迹都不深。但两者的神经组织结构有显著的差别。古猿大脑要高一些，尤其是顶叶脑区。古猿前额叶的眶额叶皮层要下倾一些，相比而言黑猩猩的嗅皮层喙状突起则是向前突出的。（From 'Casts of fossils of hominid brains' by R. L. Holloway. Copyright © July 1974 by Scientific American Inc., all rights reserved.）

纤细型南方古猿存活了200多万年(图2.5)，其间至多有一些渐变进化。大约250万年前，纤细型南方古猿经历了一场跃变性的种系分支发生过程(Tobias，1983)。其中的一支有南非的粗壮型南方古猿(*A. robustus*)和东非的东非古猿(*A. boisei*)这两个新物种。两者都具有更强壮的体格，脑容量也略有增加。可以想见，这些改进给它们带来了不少进化优势。但它们还是在大约100万年前销声匿迹了(图2.5)。纤细型南方古猿自身也没能成为这一种系分支发生的幸存者(图2.5)。而真正的幸存者是一个与其祖先完全不同的飞速进化的新物种。它们是人类最早的成员。

在向纤细型南方古猿道别之际，我们留下几句离别之语。纤细型南方古猿以二足行走的优势而首获成功。历经了陆栖生活的种种好处和危险，其进化过程停滞于一个静态平衡。其容量不大的脑对其生存却也足够了。纤细型南方古猿历经非洲生物圈的盛衰变迁，单枪匹马地延续了原始人类的进化传代。其间如果它们灭绝了，那也就意味着整个原始人进化的终结。但纤细型南方古猿的幸存期长到足以迎来下一个遗传革命的曙光，即具有大容量脑的能人的起源。我们可以想象，南方古猿跑的是原始人进化接力跑的第一棒，它们成功地完成了将其珍贵的基因传给下一棒能人的独特使命。

2.3 能人(Tobias，1987)

20世纪50年代在非洲东部和南部(图2.1)出土的一系列不同寻常的化石展示了继南方古猿之后的进化历程。在南非出土的牙齿化石和石器工具首先显露出了一些进化迹象。随后于60年代，利基(Leakey)夫妇以及助手们在坦桑尼亚的奥杜瓦伊和肯尼亚的图尔卡纳湖(图2.1)发掘出土的古人化石，展现了脑容量的急剧增长以及石

器工具文化(因此命名为奥杜瓦伊文化)的发展(图 6.10a)。

由于其脑容量从纤细型南方古猿的平均 450 毫升增长到平均 646 毫升(即增长了 44%)(图 2.6),这些原始人成了人类的一员(Mayr, 1973)。其学名 *habilis* 是达特给起的,为“手巧”的意思,因为是这些古人最先创造了石器工具文化。它们体格的大小并没有多少增长,因此其脑容量的增长就更显得不同寻常。

基于能人头盖骨化石(图 2.8a)所作的颅腔铸模,显示其脑的扩展并不是各处均匀的(Tobias, 1983;Holloway, 1983)。布罗卡脑区的下前脑叶有进一步的发展,而最为显著的是下顶脑叶变得饱满起来。后者包含了重要的韦尼克语言脑区的一部分(第 4 章,图 4.3)。同时上顶脑叶也有进一步的发展。正如托拜厄斯(Tobias, 1986)所说,

> 能人的出现标志了一个人类进化新纪元的开始。这个新纪元以脑容量增大、使用工具、依赖文明的原始人的发展进化为特征。人类化的过程在南方古猿身上只是初见端倪,而在能人身上则向现代人的方向有了质变性的跃进。

能人似乎只存活在非洲东部和南部。自 250 万年前从纤细型南方古猿种系分岔出来后,它们一直生存于非洲大陆至大约 160 万年前。其间共 90 万年的进化静态平衡最终为另一个进化跃变所打破。下一个重要的进化台阶就是直立人(图 2.5、图 2.6)。

能人语言脑区的发达表明这些脑区可能的用处。我们可以推测,能人在创造性地发展有效的人际交流语言方面有了很大的进展。第 4 章将对此作进一步的探讨。

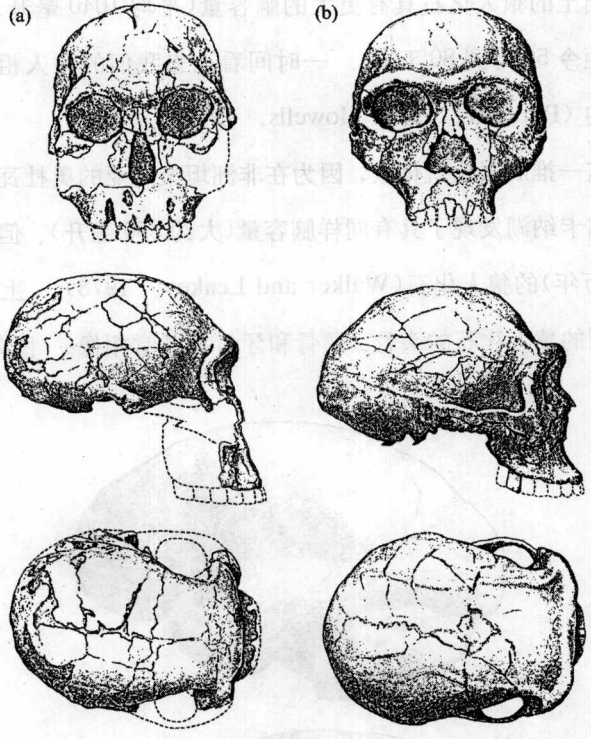


图 2.8 (a)原始人头骨化石，编号 KNM－ER 1470。这枚头盖骨出土于肯尼亚的库比富勒构造的较底层，因而绝不会近于距今 160 万年，有可能远在距今 250 万年。此头骨的脑容量大约是 775 毫升。(b)出土于肯尼亚的东图尔卡纳化石构造的人属头骨化石，编号 KNM－ER 3733。这枚头骨(距今至少有 150 万年)代表了早期古人——直立人(*Homo erectus*)。尽管后者的化石最先是在印尼的爪哇岛和中国发现的，图尔卡纳化石要早 100 万年。这一点有力地暗示了直立人最先是在非洲进化发展的。KNM－ER 3733 的脑容量大约是 850 毫升。(Walker and Leakey，1978.)

2.4 直立人

19 世纪 90 年代在印尼的爪哇岛有一个惊人的发现：杜波依斯(Dubois)发掘出了一些古人化石，其头骨相当厚实，脑容量大致在 850 毫升左右。经测定，这些化石至少有 70 万年的历史。随后在爪哇岛的其他地区也发掘出了类似的化石。20 世纪 20 年代在中国北

京附近出土的猿人化石具有更大的脑容量(平均 1040 毫升)，其年份大致在距今 50 万到 80 万年。 一时间看上去我们的猿人祖先是经亚洲而来的 (Pilbeam, 1972; Howells, 1966)。

但这一推断很快就得改，因为在非洲坦桑尼亚的奥杜瓦伊和肯尼亚的图尔卡纳湖发现了具有同样脑容量(大约 850 毫升)、但年代更久远(150 万年)的猿人化石(Walker and Leakey, 1978)。 上述来自亚洲和非洲的猿人化石的头骨、颚骨和牙齿都非常相像。 图 2.8b 所示

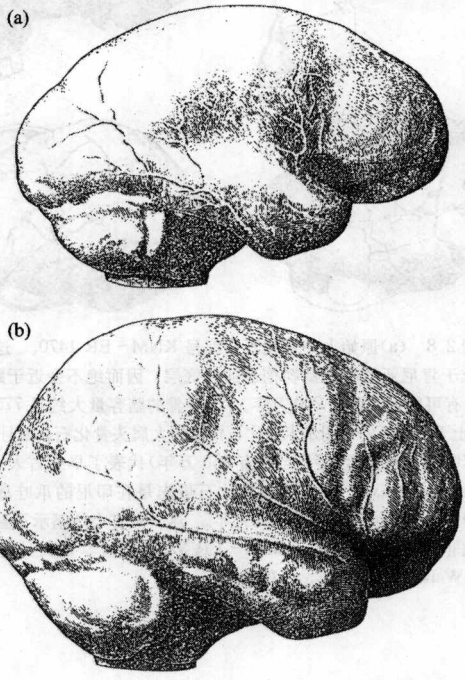


图 2.9 (a)直立人的脑铸模。 与图 2.7b 所示纤细型南方古猿的脑铸模类似，有现代人神经组织结构的特点。 正像现代人的颅腔铸模那样，其月状沟的位置已难以确定，其颞叶有所扩展，其前额叶的形状和现代人一样。 图示铸模来自爪哇岛第八号标本，其平坦的顶部在印尼直立人头骨化石中是典型的。 (b)智人的脑铸模(制模于哥伦比亚大学收藏的人类头盖骨)。 智人神经组织结构的特点清晰可见，比如大脑皮层的高度(即从颞叶底部到大脑顶部的距离)、扩展了的饱满前额叶以及非常发达的布罗卡脑区。 (From 'Casts of fossils of hominid brains' by R. L. Holloway. Copyringht © July 1974 by Scientific American Inc., all rights reserved.)

在肯尼亚的图尔卡纳湖发现的猿人头骨，其脑容量约 850 毫升，其年代约距今 150 万年。 图 2.9 将其颅腔铸模(a)与现代人的铸模(b)作了比较。

由于每有一次猿人化石出土就用当地地名来命名这种猿人，这导致了分类学上的混乱不清。 把所有脑容量在 800—1200 毫升、年代在距今 50 万到 150 万年间的猿人统称为直立人(*Homo erectus*)，同时也承认一些亚种(比如图 2.6 中以 *Homo erectus erectus* 命名印尼的爪哇猿人和以*Homo erectus pekinensis* 命名中国的北京猿人)，这样就极大地简化了猿人的分类学。 直立人化石在印尼爪哇岛的特里尼尔(Trinil)和介提斯(Djetis)、中国的蓝田、欧洲的海德堡都有发现。

由化石年代推测，最简洁的假说是，150 万年前直立人起源于非洲东部，随后广泛迁徙到非洲其他地区、欧洲和远东。 这是猿人的第一次大迁徙。 显然直立人是卓越超群的古人而且还颇具冒险精神(尽管耗时 50 万年才迁徙到远东)。

非洲东部和欧洲的直立人化石以独特的阿舍利石器工具文化为特征。 其石器工具包括削凿而成的砍砸器、刮削器、石叶和尖状器(图 6.10b)(Stebbins, 1982)。 路易斯·利基博士和玛丽·利基博士(Louis and Mary Leakey)在坦桑尼亚的奥杜瓦伊峡谷所做的发掘工作揭示了这种石器工具文化的发展过程(Leakey and Lewin, 1977)。在发掘地最底层的是能人的奥杜瓦伊石器工具化石，其上跨越 10 万年之久的四层不同年代的化石显示了石器工具的逐步改进，而最终在发掘地最上层的是精巧的阿舍利石器工具化石(图 6.10b)。 这是一个相当好的例证，它揭示了精巧的工具文化是怎样按具体的特定需求来制造工具的。 在这一特定发掘地所处的东非地区，更原始的能人与其后来者直立人以互不相干的石器文化曾经共存了十多万年。 我们在此

对我们猿人先祖的守旧性只有惊叹不已(Leakey and Lewin, 1977)。

2.5 尼安德特人

1856年在德国莱茵兰州的尼安德河谷，工人们发掘出了一些人骨化石。这些化石看上去属于某种原始人。随后当类似的化石在欧洲其他地点陆续出土后，人们开始认识到这些化石是现代人的一个重要先驱留下的证据。特林考斯和豪威尔斯(Trinkaus and Howells, 1979)对尼安德特人的进化作了可信的解释。根据众多新近发掘出来的化石以及新的年代测定方法，耶利内克(Jelínek, 1985)对此间的错综复杂作了评论。尼安德特人是原始人进化过程中一个独特的，也是最重要的实体。尼安德特人在分类学上无可非议地自成一类，命名为 *Homo sapiens neandertalensis*(缩写为 *HSN*)，足以与现代人(*Homo sapiens sapiens*，缩写为 *HSS*)相区别。

与现代人头骨(图2.10a、图2.10b)相比，尼安德特人头骨(图2.10c、图2.10d)有它自己的特征。图2.10中的现代人头骨本身来自相当早期的现代人：(a)出土于捷克斯洛伐克的普利德莫斯逖(Předmostí)，距今2.5万年；(b)出土于巴勒斯坦的拿撒勒附近的夸夫则山洞，距今6万年(这对现代人而言是非常早期的年代，容后详述)。尼安德特人头骨(c和d)的特征是，其凸出的眉脊紧接着后缩的前额，其脑腔前后向较长、顶部较低，其脑容量(平均1450毫升)比现代人(平均1350毫升)要大。其嘴部向前凸出得很厉害，以至于其智齿和下颚骨上升段之间有明显的距离(这一点在图2.10所示的比较中清晰可见)。其鼻部和面颊骨也向前凸出，因此尼安德特人在其凸出的眉脊下又有一副独特的向前凸出的面部。其牙齿也比现代人的要大。可以想见，这样的面部特征和高扬的头颅配上强壮的躯

体，也有它自己独有的人体美。

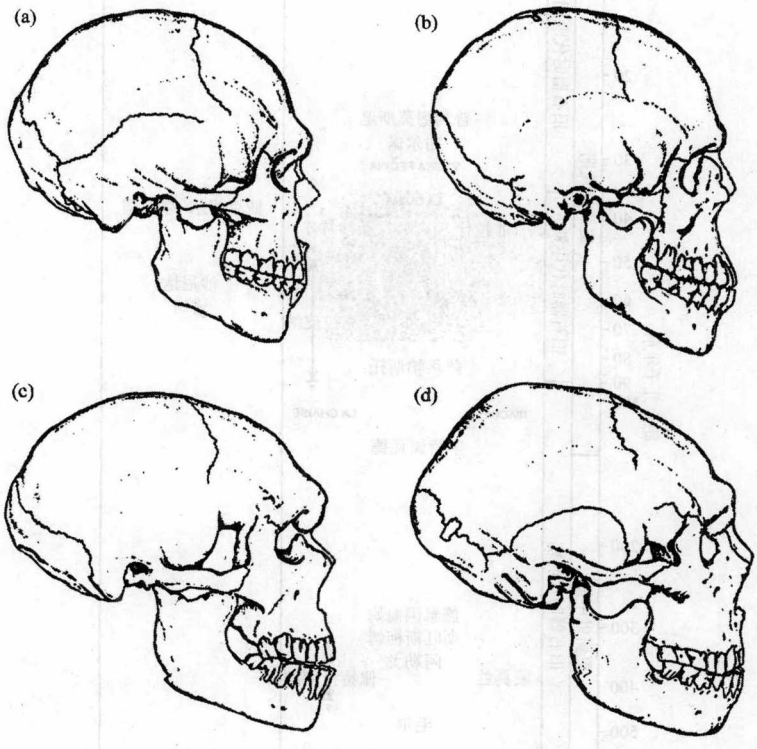


图 2.10　四枚略经修复的头骨化石的侧面图。(a)和(b)解剖结构上属于现代人，分别为捷克斯洛伐克的普利德莫斯逖三号化石和巴勒斯坦的夸夫则九号化石。(c)和(d)是尼安德特人化石，分别为法国的非拉什一号化石和伊拉克的沙尼达一号化石。与现代人头骨相比，尼安德特人的头骨前后向较长、顶骨较低、面部(尤其是鼻部和牙齿)凸出。而解剖结构上属于现代人的头骨，其顶骨较高、脑腔更呈球形、鼻部和牙齿与眼窝成一线。读者不妨也将这些头骨和图 2.8b 所示的尼安德特人的前辈直立人的头骨做一个比较。(Trinkaus and Howells, 1979.)

在欧洲和近东地区出土的尼安德特人化石都非常相像(Trinkaus and Howells, 1979; Trinkaus, 1984)。看来，由直立人到尼安德特人的进化只局限于欧洲以及地中海东部诸国和岛屿(如图 2.11 所列的距今 50 万到 12 万年间的地名，以及图 2.12 所示地图中方形点标出的位置)。有一系列的头骨化石呈现由直立人到尼安德特人的逐步递

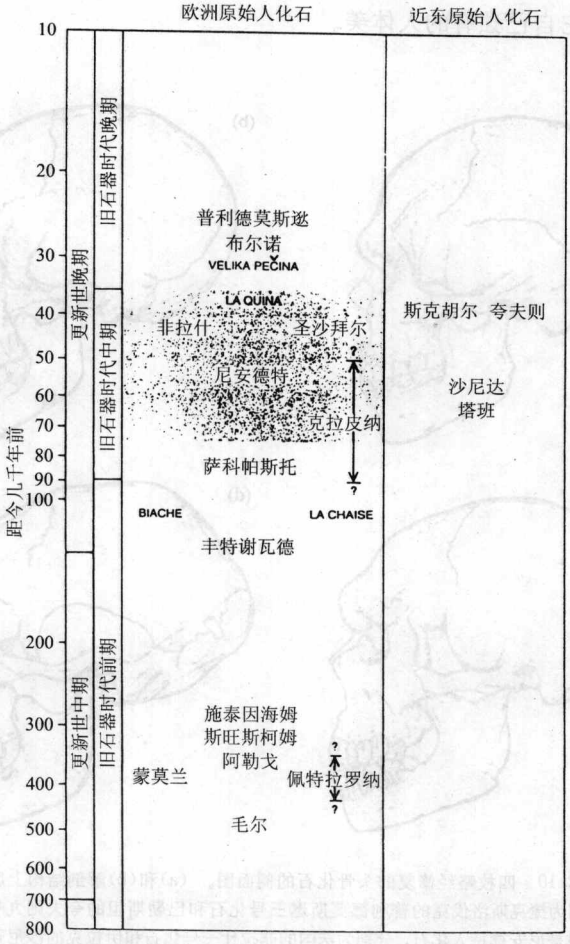


图 2.11　尼安德特人的年代分布图(由距今 80 万年到 1 万年前)。使用对数时间坐标可方便地标出旧石器中晚期和更新世晚期的细节。更新世晚期的冰川期从距今 8 万年前延续到 1 万年前，其间大约 3.5 万年前为一段暖期所间断。尽管许多欧洲尼安德特人遗址的年代测定不那么精确，它们大多在 7.5 万到 3.5 万年前(以阴影标出)。只有出土于克罗地亚的克拉皮纳的化石在年代上略早一些，其他欧洲尼安德特人化石都大致属于同一时期。其他还有一些距今 8 万年以前的化石可以归类为早期尼安德特人，包括：萨科帕斯托(Saccopastore)、Biache、La Chaise。比这年代更早的欧洲猿人化石(从丰特谢瓦德到毛尔)显示出与直立人和尼安德特人两者不同程度上的相似性。从旧石器晚期遗址(Velika Pečina、布尔诺、普利德莫斯逖、斯克胡尔和夸夫则)出土的化石都已经属于现代人种。(From *The Neanderthals* by E. Trinkaus and W. W. Howells. Copyright © Dec. 1979 Scientific American Inc., all rights reserved.)

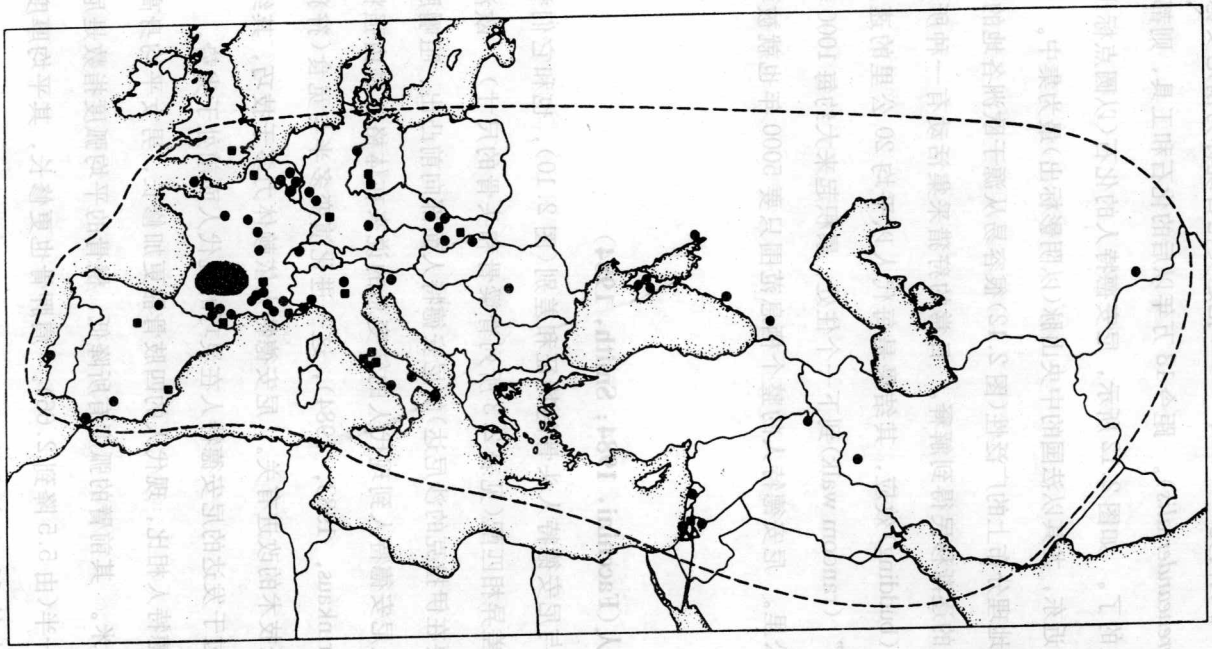


图 2.12　尼安德特人遗址的地理分布图。以法国的中央山脉(以阴影标出)最为集中，至少有 10 个早期尼安德特人遗址和 25 个其他年代的尼安德特人遗址。早期遗址以方形点标出(共 75 具化石)，其他年代的以圆点标出(共 200 多具化石)。两个空三角点标出巴勒斯坦的斯克胡尔和夸夫则。(From *The Neanderthals* by E. Trinkaus and W. W. Howells. Copyright © Dec. 1979 Scientific American Inc., all rights reserved.)

增的脑容量(从 800 毫升增长到 1200 毫升)，同时伴随着面部特征的同步变迁。耶利内克(Jelínek，1985)把这类化石统称为前尼安德特人(*Homo preneandertalis*)。距今 13 万年以后的化石和工具，则都是尼安德特人的了。如图 2.12 所示，尼安德特人的化石(以圆点标出)遍布欧洲和近东，尤其以法国的中央山脉(以阴影标出)最为集中。尼安德特人在地理分布上的广泛性(图 2.12)很容易从源于欧洲各地的前尼安德特人的逐渐移民得到解释。日常的狩猎采集活动有一种所谓的“芽殖”(budding)效应，其结果是每代人以平均 20 公里的速度“随机漫步”(random walk)到下一个住处，累积起来大约每 1000 年可达 1000 公里。尼安德特人的整个栖息范围只要 5000 年也就被覆盖了。

2.6 现代人(Facchini，1984；Smith，1984)

现代人与尼安德特人头骨的特征和差别(图 2.10)，也和它们脊梁骨化石的差异相匹配(见表 2.3 所列脊梁骨和头骨的尺寸)。欧洲和近东(主要在伊拉克的沙尼达)的尼安德特人面部向前凸出、咀嚼肌骨发达。从尼安德特人到现代人的转变总的说来在体格上是由强壮变为修长(Trinkaus，1983，1984)，这一进化演变多半与觅食(狩猎采集)和烹饪技术的改进有关。尼安德特人依赖体力多于技巧，其结果是，肌肉过于发达的尼安德特人在灵巧的现代人面前处于劣势。

与尼安德特人相比，现代人的四肢骨骼更加修长，男女平均身高增加了 12 厘米。其前臂的弧度有所降低，桡骨的平均弧度指数是尼安德特人的一半(由 5.5 降到 2.66)。肩胛骨也更修长，其平均厚度由尼安德特人的 11.4 毫米降到了现代人的 9.7 毫米(Trinkaus，1984)。尽管现代人的手骨也变得纤细修长，其结构上的进化改良

表 2.3　现代人化石与尼安德特人化石间的差异

特　征	近东尼安德特人	欧洲尼安德特人	夸夫则—斯克胡尔人	旧石器晚期较早阶段的人	现代人
平均身高(厘米)	166	165	177	178	
脑容量(毫升)			1545	1577	
面部前凸指数(毫米)	99	97.5	83	85	约 81
(规范化了的)下颚长度	25.3	26.6	22.8	21.5	约 21.0
下颚骨分支宽度(毫米)	43	44.5	38.3	36	34
鼻根点—上牙槽中点面部高度(毫米)	94	85	74.6	69	57.5
上颌宽度(毫米)	114—120	109	107	96	98
耻骨髋臼联合长度(毫米)	93—80		59—83	58—73	
相对高度指数	166	167	117	120	
肩胛骨厚度(毫米)	11.4		9.7		
桡骨弧度指数	4.33	5.96	2.73	2.59	

(引自 Trinkaus，1983。)

(尤其是拇指)使得用手拿握什物更精巧、更有力。耻骨的变化体现于髋臼联合长度的缩小。变窄了的骨盆在改善机动能力的同时却增加了分娩的困难程度。但只要对早产婴儿的养育有所改善(Trinkaus，1984)，这一点可被缩短了的怀孕期(参见 5.5 节)所弥补，从而也能为自然选择所接受。烹饪技艺的改进则表现在咀嚼肌与颚骨连接部的缩小，以及前门齿相对于前臼齿和其他磨牙(仍然行使所有的咀嚼功能)也变小了。由此可见，从尼安德特人到现代人骨架结构的进化是许许多多适应性变化的综合。

与尼安德特人经过数十万年由直立人种系渐变而来的起源不同，现代人取而代之的过程发生得非常快，在任何一个栖息地不会长过 5000 年。表 2.4 列出了尼安德特人到现代人的大致转变年代。尽管不断改进的年代测定技术对特定的年代数字可能会有进一步的修正，但从表 2.4 还是可以看出，尼安德特人到现代人的转变最早发生于巴勒斯坦地区，大约 5000 年之后再发生于中欧，又经过了数千年才发生于西欧。这种在年代上的逐次延后很可能是现代人从巴勒斯坦向

西移民的结果，现代人的基因西流逐次取代了尼安德特人。这一点不仅为出土的古人化石所证实，而且从莫斯特石器文化同时也被奥瑞纳石器文化所取代得到印证(6.8 节)。

表 2.4　尼安德特人到现代人转变年代(距今年数)

	巴勒斯坦地区			中欧	西欧
	塔班	斯克胡尔	夸夫则		
最晚尼安德特人	45 000			40 000	35 000
最早现代人		41 000	70 000	34 000	32 000

(引自 Trinkaus，1983，1984。)

在巴勒斯坦拿撒勒附近的夸夫则山洞出土的化石曾引起专家学者的极大兴趣，因为这些化石与年代较后的斯克胡尔化石很相像，实际上是欧亚大陆迄今发现的、具有现代人解剖特征的、最早的化石。夸夫则—斯克胡尔化石仍保留了一些尼安德特人的特征，但其余的特征则都是现代人的(表 2.3)。比如，鼻根点—上牙槽中点面部高度和上颌宽度还是尼安德特人的。这一点意味着他们有可能是尼安德特人与现代人的杂种。由于尼安德特人和现代人是同一物种智人的两个变种，他们之间有杂交繁殖是毫不奇怪的。其他化石遗址也都有类似的迹象。从各地相当多的尼安德特人人口就地转变成现代人人口的过程来看，他们之间的杂交繁殖为现代人基因的显现表达所主导(从而逐渐转变成了现代人)。和认为尼安德特人实际上绝了种的看法相比，这样的解释看来更合理。

最后，也是最重要的问题是：现代人到底是怎么来的？在何时何地产生了现代人？对尼安德特人的化石及其工具(莫斯特石器文化，图 6.10c)的绝迹，以及现代人化石及其奥瑞纳石器文化取而代之的过程，有两种全然不同的解释(Jelínek，1985)。

1. 现代人是在其他地方进化后再移民到欧洲的。现代人卓越的

功效实力导致尼安德特人被灭绝或者被兼并。这一假说有赖于对假定的现代人原栖息地的确认。而现代人的起源地有可能是在非洲，后面我们将回来讨论这一点。

2. 现代人是由尼安德特人进化而来的，是由后者的隔离小群落经过疾速跃进式进化演变而来的(1.3 节)。这就是豪威尔斯(Howells)提出的所谓的挪亚方舟假说(Stringer *et al.*, 1984)。由于在庞大的尼安德特人社会中广泛蔓延的主导基因流，局部隔离群落的基因突变不可能迅速扩展到整个尼安德特人社会。可以想见，现代人与尼安德特人会有杂交繁殖，而不太可能通过杀戮来取而代之。尼安德特人是一个富有魅力和同情心的种群，生活于富饶的乡间，不乏野生动物和植被覆盖(第 5 章)。现代人最终的取而代之有赖于现代人人口在某些局部地区逐渐积累的过程。所以，这一假说也有赖于确认哪里是现代人的发源地。

对现代人发源地的问题，出土于巴勒斯坦的夸夫则和斯克胡尔的、属于旧石器晚期极早阶段的化石可能已经提供了答案(Trinkaus and Howells, 1979; Trinkaus, 1983; Jelínek, 1985)。尽管仍留有一些尼安德特人的特征(表 2.3)，夸夫则—斯克胡尔人头盖骨的解剖结构已属现代人(图 2.10b)，而且和近邻塔班出土的尼安德特人化石(与图 2.10c 和图 2.10d 相似)很不相像。如果现代人的确是发源于巴勒斯坦地区，那就可能成为古尔德提出的物种形成进化机制(1.3 节; Gould, 1982)的一个极好范例。尼安德特人经历了大约 10 万年之久的物种静态平衡(图 2.11)。随后在一个周边隔离地域(夸夫则)，疾速跃进式的基因变化在小范围局部人口中蔓延，同时极少受到主导基因流的干扰。

按早先的年代定时测定，夸夫则化石要比斯克胡尔化石早许多。对夸夫则化石定时在距今 7 万到 8 万年前这一点曾有不少疑问(Jelínek，1985)。但根据更先进的氨基酸消旋技术测定也是定时在距今 6.8 万到 7.8 万年，还是比斯克胡尔化石(距今 4.1 万年)要早许多年(Jelínek，1982，1985)。对夸夫则化石年代定时有质疑的焦点是，如果夸夫则人比只相隔仅 30 公里远的斯克胡尔人早如此许多年，那么夸夫则人就得与世隔绝达 2.5 万年之久，其间这两个临近人口之间没有或只有极少的基因或文化交流。但是这一论点忽视了原始人生存的难以置信的守旧性。比如我们在 2.4 节里已经提到，东非的能人和比它更进化的直立人同地共存了 10 万年之久。即使到了 20 世纪，在新几内亚岛山区发现的部落间的隔离状态也是一个很好的例证。直到 20 世纪中叶澳大利亚当局控制了这一地区，各个部落相互之间处于完全隔离的状态，而且各有各的语言。据估计，新几内亚岛大约有 700 种不同的语言。甚至于其间并没有多少地理障碍的相邻部落也使用完全不同的语言。语言学家经仔细研究得出的结论是，这样的语言多样化分布至少需要部落间长达 4000 年之久的完全隔离。新几内亚岛部落间的隔离本来会无限期地延续下去，尽管部落间的战争会导致基因上的相互渗透(通过俘虏对方部落的妇女)。再比如，吉米部落俘虏了富勒部落的妇女，却因此染上了一种叫苦鲁(Kuru)的神经系统病毒疾病(Gajdusek，1973)。

距今大约 7 万年，相似的文明隔绝有可能发生在巴勒斯坦地区。当时夸夫则的现代人不是起源于疾速跃进式的基因变化，就是来源于非洲。在经历了 2 万到 3 万年的隔绝后，现代人的基因变化才传播到了斯克胡尔，在那里也形成了一个早期现代人人口而且只保留了极少尼安德特人的特征(如表 2.3 所列)。这一扩大了的现代人人口在

随后的1万年间将他们的基因传遍了整个欧洲(图2.11，表2.4)。凭借他们卓越的智能和先进的觅食(狩猎采集)、烹饪技术，现代人最终殖民化了尼安德特人的欧洲家园。看来现代人能容忍某些尼安德特人的基因混合进来，而又不会有损于现代人自身特有的特征。实际上现代人和尼安德特人在分类学上同属人类的亚种，他们之间完全可以杂交繁殖。

现在让我们回头来看第一种解释(即认为外来的现代人群落侵入了尼安德特人的家园)。由于在欧洲和近东地区出土的化石量多质优(如图2.10、图2.11、图2.12所示)，所以导致对现代人起源的研究多集中于这些地方(第二种可能的解释在上文中已有所讨论)。以上的探讨，部分是基于特林考斯和豪威尔斯(Trinkaus and Howells, 1979)的综述以及特林考斯随后的大量论述(Trinkaus, 1983, 1984)。但是，我们现在有必要来讨论布劳尔(Brauer, 1984)、赖特迈尔(Rightmire, 1984)和斯特林格等人(Stringer *et al*., 1984)有关现代人起源于非洲的主张。

直到直立人的起源(2.4节)，非洲都是原始人进化无可非议的所在(正如本章前面几节已详述的)。在直立人移民到欧亚地区后，非洲看上去失去了先前的显赫地位。但是近15年来新出土的化石以及更先进的年代定时技术，导致新的假说认为：在非洲东部和南部，直立人的进化也经历了先进化到与欧洲前尼安德特人类似的古人，再到一个相当于尼安德特人的阶段，最后进化为现代人的过程(Brauer, 1984)。最早的现代人化石经年代定时是在距今9万年或更早，这比任何欧亚现代人都要早许多，甚至包括夸夫则现代人化石在内。有些遗憾的是，布劳尔(Brauer, 1984)在谱系分类学上确认为早期(解剖结构上的)现代智人的非洲化石(Klasies, Border Cave, Omo 1,

Kamjera, Mumba）多支离破碎且年代定时不当。但这些化石要早于欧亚现代人则是普遍公认的。现在正在紧锣密鼓地进行的发掘研究，或许会提供更好、更完整的化石记录。广泛分布于非洲东部和南部的许多化石遗址已经出土了不少现代人化石。而且许多证据表明，撒哈拉沙漠以南非洲人的石器文化不仅与时俱进，而且在中石器时代走在了欧亚现代人的前面（Brauer，1984）。

现在来讨论有关欧亚现代人起源这个最重要的问题。欧亚现代人到底是土生土长的，还是起源于来自其他地方的现代人移民（很可能沿尼罗河谷由南向北迁徙）？推测东非的直立人沿尼罗河谷移民到欧亚大陆，继而在爪哇岛和中国大有发展（2.4 节）。撒哈拉沙漠以南非洲（解剖结构上的）现代智人出现于距今 10 万多年前，他们有足够的时间向欧亚迁徙。巴勒斯坦的夸夫则和斯克胡尔正是他们向欧亚广泛迁徙的途中所经之地。只可惜，迄今只有一具古人化石可能印证这条向北迁徙的路线。这具化石出土于苏丹的辛贾，年代待定。这具化石有可能属于早期智人化石，而不一定是（解剖结构上的）现代人（Rightmire，1984）。

2.7 有关人猿进化的几个问题（Facchini，1984）

对采自广泛地域的多种族人口大样本进行线粒体 DNA 分析，可揭示有关古人血统谱系的独特信息（Cann，Stoneking，and Wilson，1987）。线粒体 DNA 只代代相传自母方，因为精子对受精卵并不提供任何线粒体。用一种叫做限制性酶切图的特殊技术，我们可以反向追溯整个母系家谱。由此得出的结论令人扼腕：如今地球上的所有人口都是生活于距今大约 20 万年前的一位女性的后裔，而且她多半生活在非洲（因为人类家谱的早期分支都是非洲黑人）。正如卡恩

等人(Cann, *et al.*, 1987)所指出的，这一事实表明现代人的确起源于非洲然后再迁徙到全世界。当然，在这项研究结果得到进一步证实和评价之前，人们可对此有所保留。

另一个难题是有关爪哇岛和中国的直立人(其脑容量超过1000毫升，相当进化，图2.5、图2.6和图2.13)的去向。另外，在爪哇岛出土的距今30万年的梭罗人化石，属晚期直立人，其脑容量更是高达1200毫升。看来，这些处于相对隔离状态的古人进化发展到了相当于欧洲的前尼安德特人(图2.11所列早于距今10万年的各项化石)阶段。斯特林格等人(Stringer, *et al.*, 1984)提出亚洲北部的直立人独自进化发展到类似于尼安德特人的进化路线。类似的进化路线可能也适用于爪哇岛的情况。至于现代人是否起源于近东地区(夸夫则)，或者是否首先是由非洲移民到近东地区的，还是一个有待回答的问题。应当注意的是，这种非洲移民假说实际上将非洲现代人降到了次要的地位(因为按这种假说，基于地缘考虑，现代人真正控制全世界是发生在欧亚大陆)。

假定上述现代人起源的假说是对的，那么现代人随后的成就就几乎是奇迹了。在短短1.5万年内，现代人占据了地球上所有可居住地区，从亚洲经白令海峡到了美洲，经巽他海峡到了澳洲(上一个冰川期期间这两个海峡都能步行跨越)。在过去的4万年里，人类的生物进化已停滞于静态。7万年前就已定型了的现代人脑(图2.10b)为文化发展提供了极大的潜力和动机。这不仅改变了人类的生活方式，而且也改变了整个地球的面貌。文化进化从而取代了生物进化(我们将在第10章中讨论)。第6章将讨论各种文化工艺品，诸如石器工具、洞穴壁画和原始雕刻。第5章将提到尼安德特人的宗教迷信活动，比如葬礼仪式(甚至伴有鲜花)(Solecki, 1971, 1977)。

在研究现代人向全世界的扩张时，有必要提到对原始人进化晚期几个阶段中人口的推测。以狩猎采集为生的南方古猿、能人和直立人大概以至多 30 人到 50 人的小部落方式生存，因此非洲的整个古猿人口数目大概不会多于几千。距今 100 万年前，当直立人已遍布欧亚大陆时，全世界的古猿人口据估计也不过只有 12.5 万(Deevey，1960)。尼安德特人时期的人口可能并没有太多增长。沙尼达(位于伊拉克北部)部落的人口只不过百来人(Solecki，1971)。一直要到新石器时代，原始人开始定居，有了饲养家畜、种植农作物的农牧经济以后，其人口才有了极大的增长。距今 2.5 万年前，原始人人口据估计已达 300 万（Deevey，1960)。

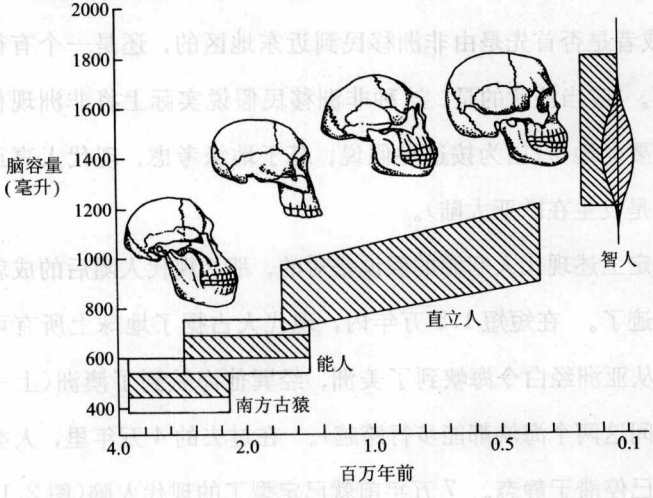


图 2.13　过去的 200 万年间南方古猿、能人、直立人和智人的脑容量增长示意图。带阴影的四边形表示各物种的生存年代和脑容量。表示智人的矩形包括尼安德特人和现代人。带阴影的纺锤状区域标出了当代现代人的脑容量范围。(From *Darwin to DNA*，*Molecules to Humanity* by G. Ledyard Stebbins. Copyright © 1982 WH Freeman and Co. Reprinted with permission.)

图 2.13 所示是原始人头骨进化的示意图(以原始人生存年代为横轴，以脑容量为纵轴)。尼安德特人占据右边的矩形区域(标以智

人），而现代人则以最右边的纺锤状区域表示。图 2.6 展示了在过去 300 万年的进化过程中原始人脑的显著增长趋势（并标出了平均脑容量及其 95% 人口置信范围）。由此得出的假设是，原始人脑的增长是间断平衡态式的进化过程中疾速跃进式基因变化的产物（Eldredge and Gould，1972；1.3 节）。随之而来的与时俱增的脑功能将在面临自然选择时发挥关键性作用。

第 3 章　原始人脑的进化：灵活敏捷的二足动物

本章中标有边线的段落也相当重要，但初读时可跳过。

3.1　脑的基本结构特征

图 3.1 用同一尺度展示了一系列哺乳动物包括三种灵长类动物的脑。其中大脑的递进增长是最显著的趋势，而小脑也有同步增长的趋势，尽管较大脑要弱一些。其他一些重要的大脑部位标注在图 3.2 所示的大脑及脊髓上部侧面图和图 3.3 的大脑矢切面图中。这几张图足以帮助我们理解形形色色的灵长类大脑进化的方方面面。斯蒂芬和安迪(Stephan and Andy，1969)首先开始的这项研究，其成果随后发表在斯蒂芬及其助手的一系列论文中，并总结在最近的一篇综述文章里(Stephan *et al*.，1987)。

谈到哺乳动物中枢神经系统的大体构造，还得先从脊髓讲起。颈膨大和腰膨大的分节脊神经丛发出神经分布到前肢(手臂)和后肢(腿)。每对脊神经出脊髓时都有两个根：腹根和背根(图 3.7)，前者

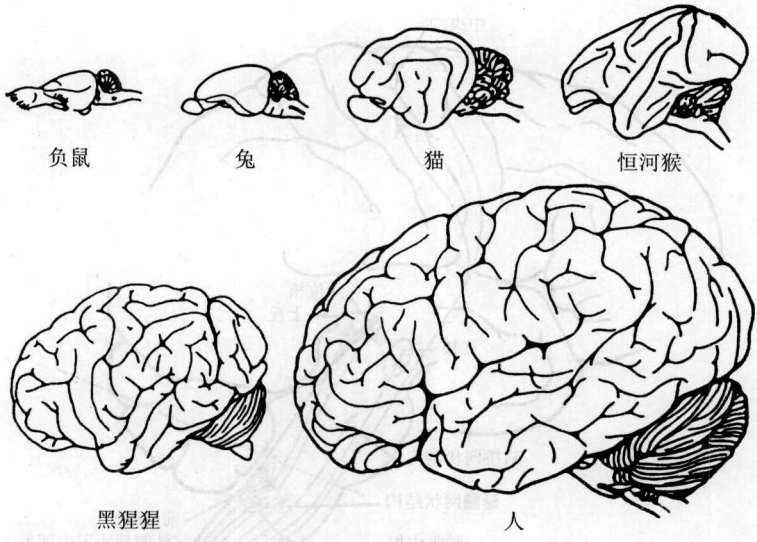


图 3.1　六种哺乳动物大脑的同一尺度略图。［承蒙扬森(J. Jansen)教授的帮助］

传出神经控制信号到肌肉，而后者则将从周边感觉器官(皮肤、肌肉、关节等)来的信号传入到脊神经纤维。脊髓里包含大量的神经纤维(图 3.6 和图 3.14)，其中包括传出神经纤维［传输由大脑来的信号，再通过腹根和肢体神经导致运动神经元发放冲动来控制肌肉(图 3.7 和图 3.15)］和传入神经纤维(传输由位于皮肤、肌肉、关节等处的感受器来的信号到大脑)。脊髓自身(图 3.7 和图 3.15)也是中枢神经系统的一部分，而且作为独立于高级神经中枢控制的低级中枢，是许多反射活动和其他完整神经活动的中心。历经哺乳动物进化的兴衰，这一基本程式保持不变。

杰热生(Jerison，1973，1985)曾用脑重量(BrW)来评估不同物种的大脑，同时也把体重(BoW)考虑进来。基于体重相差很大的多种动物的数据，脑重量和体重之间有下面的经验对数关系式：

$$\mathrm{BrW} = k \cdot \mathrm{BoW}^{2/3}$$

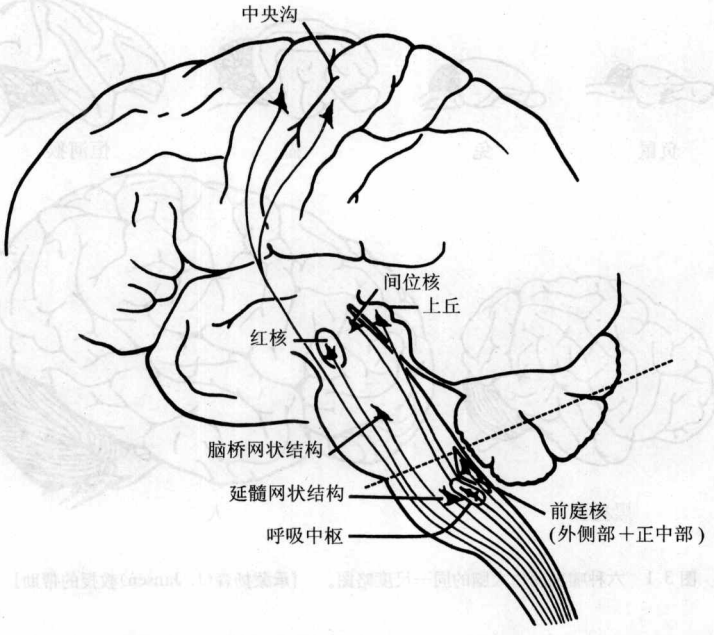


图 3.2　大脑以及脊髓上部示意图，同时标出各下传神经通路及其起始神经核团。

杰热生提出了大脑化商数(encephalization quotient，简称 EQ)的概念，其定义是实际脑容量和现存哺乳动物平均脑容量之比(同时按上述公式对体重作了校正)。原猴类哺乳动物的 EQ 值是 1.1，类人猿是 1.9 (其中黑猩猩是 2.3)，而现代人则高达 8.5。

斯蒂芬等人(Stephan *et al.*，1987)则设法找到一种比较灵长类动物特定大脑部位大小的方法。他们用最原始的哺乳动物——无尾猬——作为基线，因为其大脑和哺乳动物(包括灵长类)众多已绝种的先祖相似。经过对体重差别很大的大量动物的 BrW：BoW 比值的研究，他们把公式中的对数指数定在 0.63，和杰热生的 2/3 只有很小的差别。但由于基线不同，他们定义的大脑化指数(encephalization index，简称 EI)和杰热生的大脑化商数是不同的。表 3.1 列出了部分动物的 EI 值(在 Stephan *et al.*，1987 一文里，他们只确定了 18 种

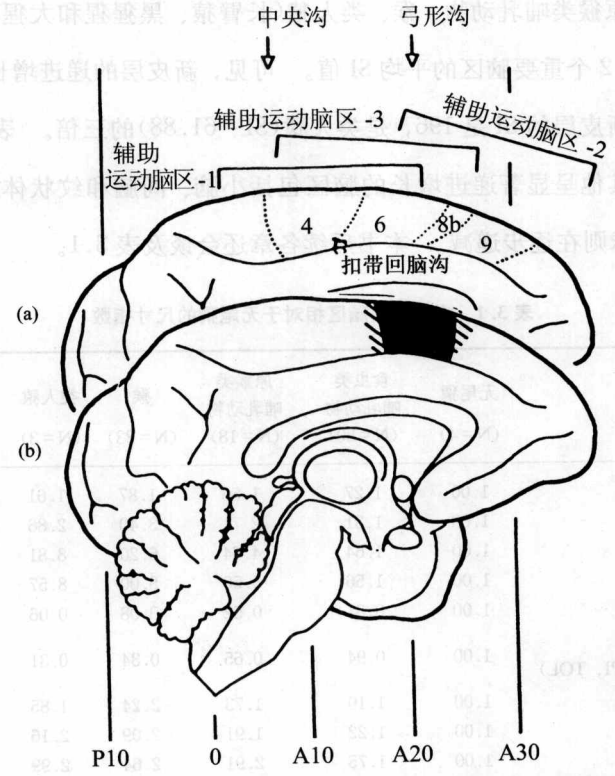


图 3.3　猴脑左半球矢切面图。(a)图标出了布劳德曼 4 区、6 区、8b 区和 9 区的正中部以及扣带回脑沟。(b)图则以黑色阴影区标出辅助运动脑区，其他如胼胝体和小脑也清晰可见。顶端箭头所指为中央沟和弓形沟(Arcuate Sulcus)。(改编自 Brinkman and Porter，1979，图 2。)

原猴类哺乳动物和 23 种猴的 EI，并没有包括类人猿和现代人)。可见，原猴类哺乳动物的平均 EI 值已达 4.24，与无尾猬比较已显示出显著的进化发展。这一趋势继续反映在猴类(大约 8.12)、类人猿(11.19)直到现代人的巨额指数(33.73)。

由于斯蒂芬等人的大脑化指数是根据对哺乳动物大脑各个主要脑区的精确测量来计算的，他们的研究成果尤为重要。他们用大脑连续切片来对各脑区做解剖鉴定并测量体积。对各脑区的体积也用和大脑化指数一样的基线换算成尺寸指数(size index，简称 SI)。表3.1

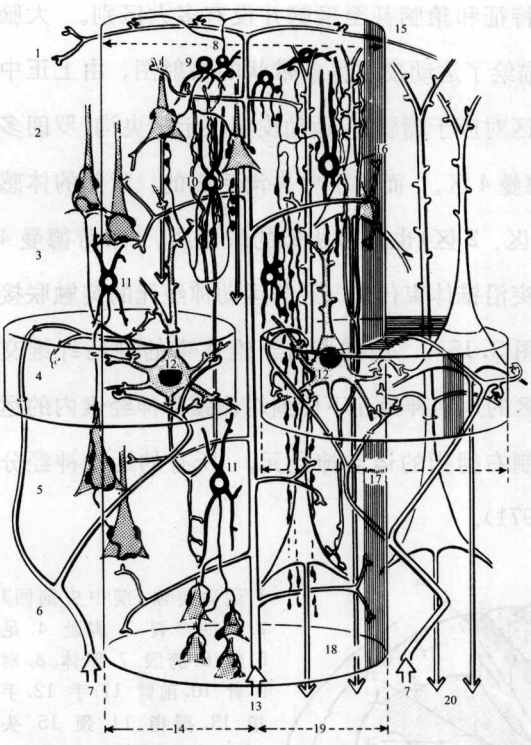
列出了原猴类哺乳动物、猴、类人猿(长臂猿、黑猩猩和大猩猩)和现代人的12个重要脑区的平均SI值。可见，新皮层的递进增长最快，现代人新皮层的SI是196，是类人猿(SI=61.88)的三倍。表3.1中列出的其他呈显著递进增长的脑区包括小脑、间脑和纹状体。相反地，嗅球则在逐步递减。本书后续各章还会谈及表3.1。

表3.1 大脑主要脑区相对于无尾猬的尺寸指数

	无尾猬 (N=4)	食虫类哺乳动物 (N=50)	原猴类哺乳动物 (N=18)	猴 (N=23)	类人猿 (N=3)	人 (N=1)
延髓	1.00	1.27	1.56	1.87	1.61	2.09
中脑	1.00	1.31	2.71	3.40	2.86	5.16
小脑	1.00	1.64	4.64	6.20	8.81	21.75
间脑	1.00	1.56	5.56	8.00	8.57	14.76
嗅球	1.00	0.81	0.52	0.08	0.06	0.03
嗅皮层 (RB, PRPI, TOL)	1.00	0.94	0.65	0.34	0.31	<0.3
杏仁核	1.00	1.10	1.73	2.24	1.85	4.48
中隔核	1.00	1.22	1.91	2.09	2.16	5.45
海马回	1.00	1.75	2.91	2.64	2.99	4.87
裂脑(Schizocortex)	1.00	1.68	2.80	2.23	2.38	4.43
纹状体	1.00	1.80	5.99	10.12	11.78	21.98
新皮层	1.00	2.65	20.37	48.41	61.88	196.41
大脑化指数	1.00	1.43	4.24	8.12	11.19	33.73

(引自与斯蒂芬等人的私人通信，1988。)

然而，大脑的进化发育看上去是量上的而不是质上的变化。大脑皮层的组织学结构基本上没有改变。图3.4所示的大脑皮层截面示意图可适用于猫、猴或人[比如第Ⅱ、第Ⅲ和第Ⅴ薄层(laminae)以锥体神经细胞为主]。当然，经进化发育，大脑皮层的各个特定功能部位的大小有了很大的变化，而且各脑区的特征也有差异(将在后续章节中详述)。因此可以认为，大脑皮层是许多不同脑区拼起来的综合体(也将在后续章节中详述)。



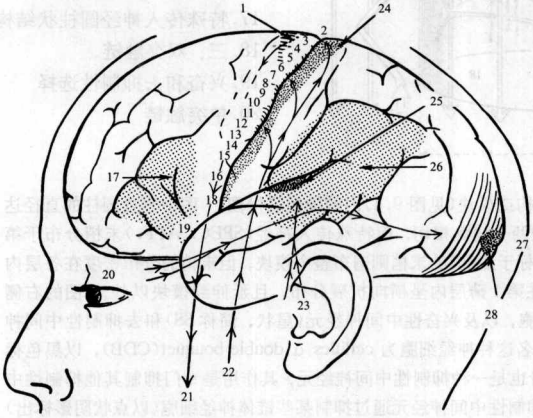
1. 第Ⅰ薄层
2. 第Ⅱ薄层
3. 第Ⅲ薄层
4. 第Ⅳ薄层
5. 第Ⅴ薄层
6. 第Ⅵ薄层
7. 特殊传入神经
8. 轴突丛细胞
9. 小篮状细胞
10. 轴突—轴突细胞
11. 篮状细胞
12. 兴奋性中间神经元
13. 表层皮层传入神经
14. 抑制性过滤
15. 表层皮层柱状结构垂直圆柱，直径 300 微米
16. 去抑制中间神经元
17. 特殊传入神经圆柱状结构
18. 三、双突触链
19. 兴奋和去抑制性选择
20. 单突触链

图 3.4　一表层皮层柱状结构或模块(见图 9.4)内的神经联接图。 图中垂直圆柱的直径达 300 微米。 模块与第Ⅳ薄层内的两个扁盘相切，而特殊传入神经(SPEC. AFF.)末梢分布于第Ⅳ薄层内。 表层皮层传入神经(标于底部)的末梢则遍布整个模块，但末梢的分布密度在各层内是不同的。 表层皮层神经纤维在第Ⅰ薄层内呈横向扩展分布，且延伸到模块以外。 图的右侧描绘了传出神经——锥体神经细胞，以及兴奋性中间神经元(星状，简称 SS)和去抑制性中间神经元［卡哈尔(Ramóny Cajal)命名这种神经细胞为 cellules à double bouquet(CDB)，以黑色标出］。 去抑制性中间神经元本身也是一种抑制性中间神经元，其作用是专门抑制其他抑制性中间神经元。 图的左侧则解释了抑制性中间神经元通过抑制某些锥体神经细胞(以点状阴影标出)的活动，对后者所起的“滤波器”作用。 确信是抑制性的中间神经元以黑色标出：位于深层的篮状细胞(BC)、第Ⅱ薄层内的小篮状细胞(SBC)、轴突丛细胞(ATC)，以及专门作用于角锥状细胞轴突起始段的轴突—轴突细胞(AAC)。 (Szentágothai，1983.)

3.2　脑的主要功能特征(Brooks，1986；Evarts，1981)

要想认识人的运动就得先关注由大脑发出的、经脊髓下行到运动神经元的锥体束。 运动神经元的轴突沿腹根下行，所发放的神经脉冲可引起肌肉收缩(图 3.6)。 在此，我们先概述人脑运动控制功能的

主要特征，实际上这些特征和猿脑甚至猴脑并没有多大区别。大脑左半球示意图(图 3.5)描绘了运动皮层呈条带状的映射图，由上正中区对应于脚趾到下外侧区对应于嘴唇。运动皮层位于中央沟(罗朗多裂)的前端，也属布劳德曼 4 区。而位于中央沟后面的、紧邻的体感皮层(布劳德曼 3 区、1 区、2 区)也具有相似的映射图。布劳德曼 4 区的许多锥体细胞的轴突沿锥体束传出，经与运动神经元的突触联接将神经信号传到肌肉(图 3.15)。例如，由于锥体束的神经纤维交叉，左侧运动皮层拇指区的运动神经元下传到对侧颈部神经索内的运动神经元，最终到达控制右拇指的运动神经元。所有的运动神经分布都是如此(Phillips, 1971)。



1.运动传输(前中央脑回) 2.罗朗多裂 3.脚趾 4.足 5.腿 6.胯股 7.躯体 8.肩 9.臂 10.前臂 11.手 12.手指 13.拇指 14.颈 15.头 16.脸 17.前语言区(布罗卡语言区) 18.舌 19.西尔维厄斯裂 20.眼 21.肌肉 22.身体 23.耳 24.体感传输(后中央脑回) 25.听觉传输 26.后语言区(韦尼克语言区) 27.卡尔卡灵裂 28.视觉传输

图 3.5 大脑皮层的运动和感觉传输区。其中运动传输区的大致映射图显示在前中央脑回上，而在后中央脑回上的体感传输区也具有相似的映射图。腿、足和脚趾的传输区实际上位于中央脑回的正中面(见图 3.6)。从侧面可见其他初级感觉皮层区，包括视觉和听觉区。图中也标出了布罗卡语言区和韦尼克语言区。

图 3.7 描绘了关节伸肌(E)和屈肌(F)的运动神经分布。要请读者注意的是，在这些简化的示意图中，单个神经元代表了数以百计的神经元和神经纤维。而且，肌肉的收缩激活了感受器，而把有关肌肉收缩进程的信息传回到中枢神经系统(图 3.7 和图 3.15 中的传入神经纤维 Ia)。

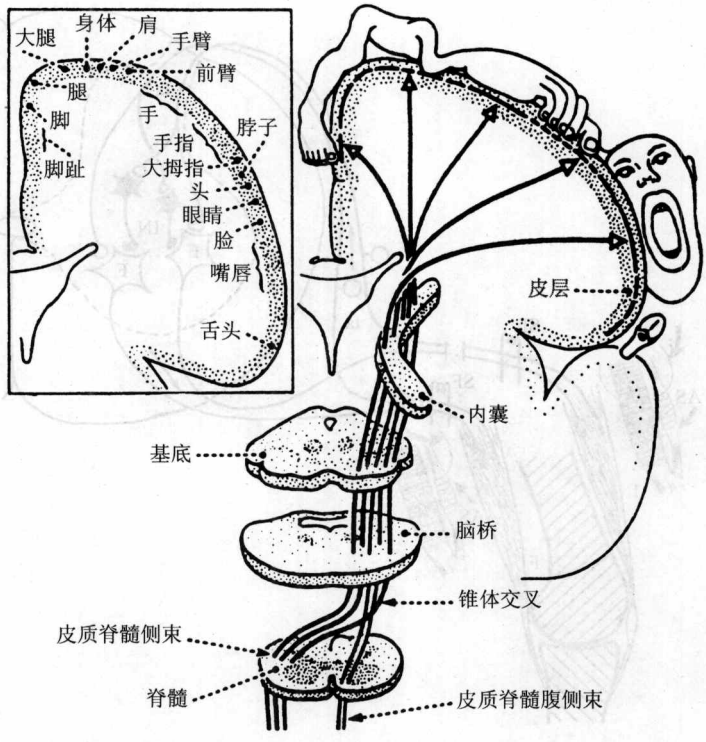


图 3.6　运动皮层以及大锥体细胞功能示意图。可见传出神经纤维经内囊和脑干下传到脊髓(图 3.14)。交叉后的神经纤维多经对侧脊髓的背外侧部继续下传。(McGeer *et al.*, 1987.)

当某个简单运动动作(比如踮起脚尖站立)发生之时，意念首先激活大脑皮层的高级中枢，如辅助运动脑区(SMA)(图 3.3 和图 4.3)。随后运动皮层的相应神经元被激活，然后经锥体束下传到运动神经元(见图 3.15)，从而使关节伸肌(腓肠肌和比目鱼肌)收缩。而这只是有关神经活动的一部分。脑的其他脑区(诸如小脑和基底神经节)也参与进来对神经响应进行调制(见图 3.13)。其实在运动皮层的锥体细胞经锥体束发放神经脉冲之前，这一神经响应已经受到其他脑区根据过去的经验和其他正在进行的动作(比如保持最初的站立姿态)所做的调制。

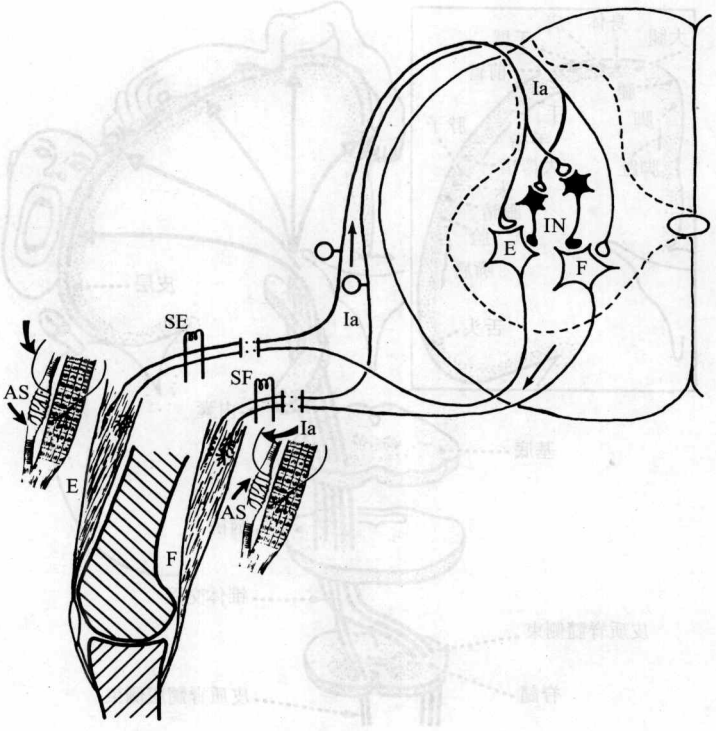


图 3.7　关节伸肌(E)和屈肌(F)的传入和传出神经通路示意图。小插图描绘了肌梭(图 3.15)上的传入神经纤维 Ia 之螺旋环绕末梢(AS)的细节。SE，SF = 对伸肌(E)和屈肌(F)神经的刺激电极。

除锥体束以外，还有其他一些经脊髓下传到运动神经元的通路(图 3.14)。然而随着进化过程的进展，这些通路逐渐消失而被锥体束所取代。比如，由脑干内的红核经脊髓下传的红核脊髓束在人类脊髓里减少了许多(Nathan and Smith，1955；Brodal，1981)。另一个例子是，相当重要的由前庭核下传的前庭脊髓束(图 3.2)，这一神经束下传由内耳前庭感知的头部运动和旋转的信息。再有一个例子就是，由脑干内的网状结构核团下传的网状脊髓束(图 3.2 和图 3.14)，这一神经束经由一个或数个神经元群分程传递而下传到运动神经元(Nathan and Smith，1955；Brodal，1981)。

除了上述由高级脑区传出的通路外，还有许多传入通路，把有关每时每刻肌肉收缩的状态以及由此而来的运动状态的信息传回到脑。

迄今为止，我们对人类神经系统活动规律的认识主要依赖于对脑损伤(比如脑中风或枪伤造成的脑损伤)效应的研究。但是仅仅依赖这些脑损伤，对科学研究而言是不够的。因此，为了研究人脑，我们还得利用其他灵长类脑作为人脑的模型，对灵长类脑进行可控条件下的科学实验研究。

在研究哺乳动物脑到人脑的进化时，我们必须认识到大部分进化已经体现在高等灵长类动物(包括我们的远祖人猿首科动物)的身上。所以我们主要关注由人猿首科动物脑到人科动物脑的进一步演化。本章关注的特定功能有二足行走和手的精细动作(包括制造工具和武器、原始的群居生活方式)，而喉、舌、咽以及呼吸肌对言语表达的作用将在第4章里详述。

3.3 直立，行走，反应

3.3.1 骨架的进化(Washburn, 1978)

我们首先列举骨架变化的证据来解释直立站姿引起的重大骨架进化发展。可惜的是，由人猿首科动物逐步演变到直立二足行走的南方古猿的过程缺乏充分的化石证据。现代类人猿因其四足行走的姿态和步态而被用作纤细型南方古猿的原始人猿首科动物祖先的模型。化石显示出，南方古猿进化了的骨架和现代人的骨架已是非常接近。

图3.8显示黑猩猩和现代人的上体与臀部的关系(Schultz, 1968)。人的脊椎将头部和上体的重量垂直地传递到髋臼和股骨。而黑猩猩很长的髂骨与四足行走的体态相宜。虽然我们没有早期原始人的完整骨架化石作比较，由图3.8c—3.8e可见纤细型南方古猿

的骨盆(图 3.8d)和现代人的(图 3.8e)非常相似，而黑猩猩的骨盆(图 3.8c)和图 3.8a 的骨架相符。一具保存完好的纤细型南方古猿的脊椎化石(图 3.9a)显示其脊梁和骨盆的关节连接都和现代人相似(图 3.8b)。化石记录也显示，古猿下肢的长骨(包括股骨、胫骨和腓骨)都和现代人相似。而另一具保存完好的能人脚骨化石(图 3.9b)，尤其是第一跖骨和现代人脚骨非常相似。像现代人那样，其第一跖骨是五个跖骨里最粗壮的，而且和其他跖骨平行对齐排列，不像非人灵长类的跖骨是支开的。

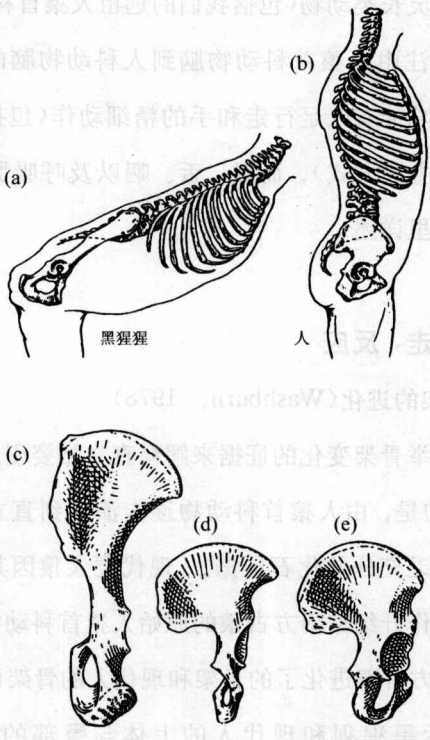
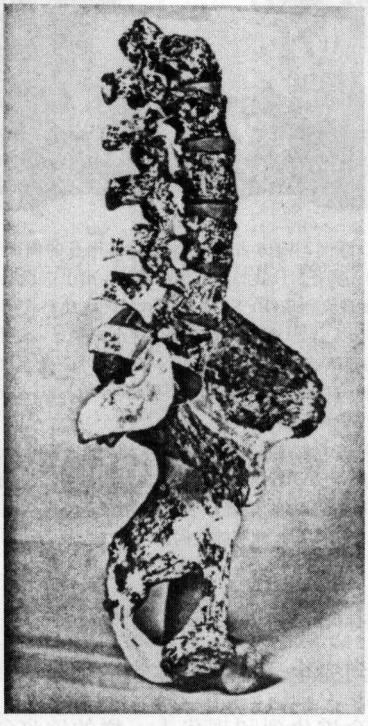


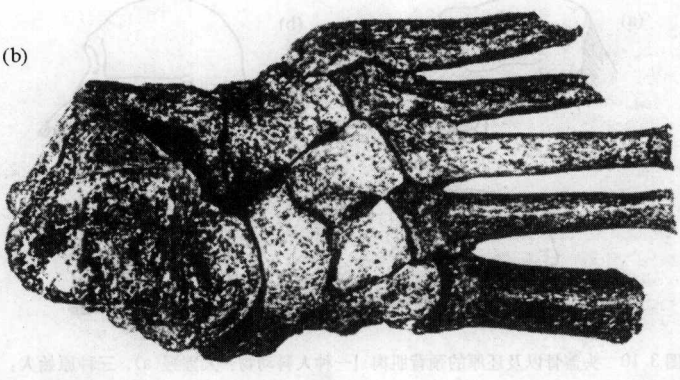
图 3.8 (a)和(b)：成年猩猩和人的脊椎的弧度以及髋臼的朝向位置和大小尺寸。(Schultz, 1968)

图 3.8 (c)、(d)和(e)：黑猩猩、纤细型南方古猿和现代人的右髋臼。三者都以髂骨翼平面和读者视线相垂直，以髂骨翼上前方尖突指向读者的右边。人和南方古猿横向扩展了的髂骨和黑猩猩纵向伸展的狭窄髂骨形成鲜明对照。(Tobias, 1983)

(a)



(b)



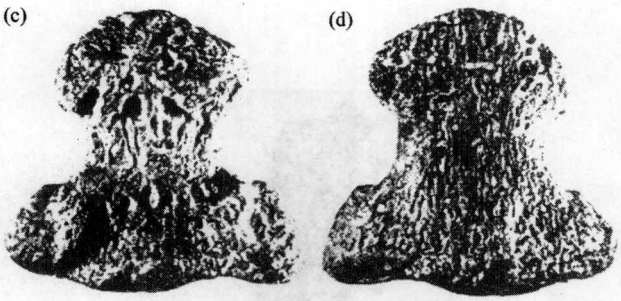


图 3.9 (a)纤细型南方古猿脊椎和骨盆化石的侧面图。(Pilbeam, 1972) (b)原始人脚骨，只缺脚跟后部和脚趾，出土于坦桑尼亚奥杜瓦伊峡谷的较底层。发现人利基(L. S. B. Leakey)确认此脚骨属于距今 175 万年的早期古猿——能人。从脚骨的外观看，这个古猿是二足行走的。但由于脚趾尖骨没有保存下来，难以断定这个古猿是否能以大跨步行走。(Day and Napier, reprinted by permission from *Nature* Vol 201: 969. Copyright © 1964 Macmillan Magazines Ltd.)

图 3.9 (c)和(d)也是在奥杜瓦伊峡谷出土的大脚趾骨，确认年代较(b)脚骨为后，大约距今 100 万年。这枚远端大脚趾骨 [底面图(c)和顶面图(d)] 有右腿挥动向后猛推的痕迹。趾骨尖相对于骨干的倾斜和扭曲是这个古猿以现代人步态跨步行走的明确证据。

这些化石记录表明，纤细型南方古猿的脊梁、骨盆和下肢长骨的骨架结构已经进化到完全适应直立体态的阶段。但其头骨和脊梁的关节连接还没有完全进化到和现代人一样的地步(图 3.10)。大猩猩

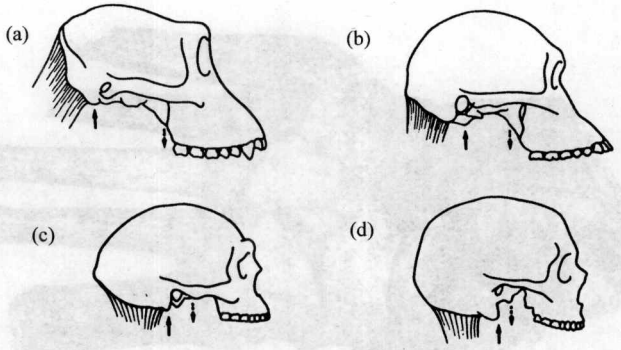


图 3.10 头盖骨以及还原的颈背肌肉 [一种人科动物：大猩猩(a)，三种原始人：纤细型南方古猿(b)、直立人(c)和智人(d)]。虚线下指箭头代表头骨的重心。实线上指箭头代表枕髁的位置，头骨和脊椎在此相连。随着人类化程度的增加，这两个箭头相互靠拢。随着头骨与枕髁支点的平衡不断改进，颈背肌肉大为减少，而且肌肉纤维的朝向变得越来越垂直。(Tobias, 1983.)

(图 3.10a)直立时其头部的重心(↓)位于远离脊椎关节(↑)的前方，颈背肌肉得紧张收缩才能保持在偶尔站立起来时的扬头姿态。到了纤细型南方古猿(图 3.10b)，这种头部重心和脊椎关节之间的不平衡降低了不少，颈背肌肉也就用不着那么发达了。这一进化趋势经直立人(图 3.10c)到现代人(图 3.10d)一直延续了下来(Tobias, 1983)。

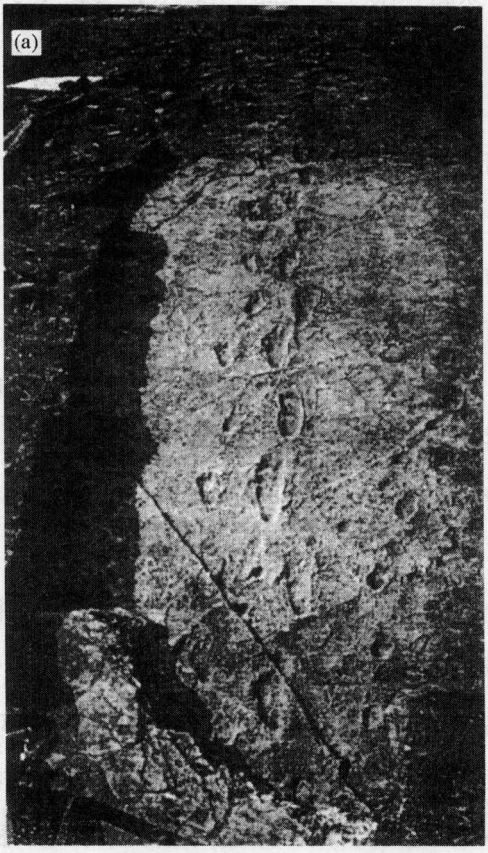
3.3.2 二足行走和灵活敏捷性

对人类二足跨步行走的步态不用细说大家都知道(见 Napier, 1967)。两条腿交替前伸，向前伸出的腿叫做“挥动腿”，与此同时体重落在另一条腿(叫做“站立腿”)上。挥动腿先弯曲前伸抬离地面，接着脚后跟踏击地面完成向前跨步，体重也随之前移，随即站立腿的踇长屈肌收缩推动大脚趾向后推而变为挥动腿。每条腿的站立期约占跨步周期的 60%，挥动期占 40%。而两腿同时接触地面的时间约占 25%。如果步速加快，两腿同时接触地面的时间也就随之缩短。但步行的定义是至少两腿有同时接触地面的时段，否则的话就不算是步行而是奔跑了。二足跨步时，总是在站立期开始时脚后跟踏击地面，而在站立期结束时大脚趾向后推。但还可能有其他更文雅的行走步态。站立期期间，体重压在了站立腿这一侧的骨盆上，中小臀肌收缩以支撑站立腿这一侧的骨盆，同时也旋转骨盆以延长步伐的跨度。

这种二足行走步态是人类独有的，而且也是地面行走最有效的方式。它更是和猩猩做短促二足行走时的蹒跚步态形成鲜明对比。骨骼解剖结构通过进化有了一系列的变化：下肢相对于上肢延长了，骨盆变短变宽了(图 3.8c 和图 3.8d)，臀部肌肉结构有所调整(大臀肌取代中小臀肌起臀部伸肌的功能)，脚的形状有了很大的变化(图

3.9b)，腰部脊椎向前弯曲的同时，骨盆的髂骨部分向前转使得体重垂直地压在髋臼和股骨上(图 3.8b)。尽管古猿的骨架结构已有了上述显著的进化发展，据信古猿二足行走的步态还是踉踉跄跄的(见 Ashton，1981)。莱托里足迹(图 3.11)最终证实了纤细型南方古猿以及其后的古猿能像现代人那样行走这一了不起的成就(Tuttle，1985)。

最令人惊讶的南方古猿化石，是在坦桑尼亚北部的莱托里遗址出土的独特的足迹化石(图 3.11；Leakey and Hay，1979；Leakey，1981)。这一足迹化石揭示了我们古猿先祖极早期的历史，经火山凝



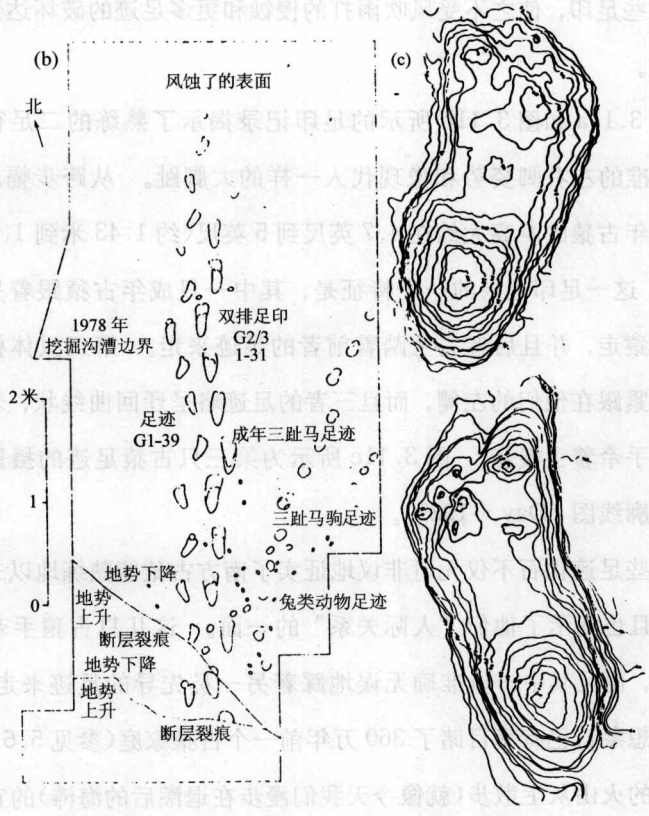


图 3.11　莱托里 G 遗址。(a)、(b)古猿踪迹的南半部。(Leakey, 1981.)(c)莱托里古猿足印 G1－35(左脚)显示：深脚后跟印迹、内弯的大脚趾、其他小脚趾印以及小脚趾列后面的地面有压痕、大脚趾和其他小脚趾之间的“赤脚间缝”、左脚进入挥动期大脚趾用力后推——离开地面时留下的拖拽印迹。莱托里古猿足印 G1－34(右脚)显示：深脚后跟印迹、“赤脚间缝”、内弯的大脚趾和足弓。(Day, 1985.)

灰岩钾—氩放射性断代，确定是在距今 360 万到 370 万年(Drake *et al*., 1980)。这样的化石非常罕见，只有在火山爆发后非常特殊的气象条件下才会产生。先是得有几厘米厚的火山灰(由碳酸钠和方柱石熔岩颗粒组成)沉降。然后古猿在火山灰上留下足印。火山灰上的足印很快固化，随后的降雨使碳酸盐溶为碳酸液，后者经几小时的烈阳暴晒而晶体化。接踵而来的第二次火山爆发的火山灰沉降覆

盖了这些足印，使之不受风吹雨打的侵蚀和更多足迹的破坏达数百万年之久。

图 3.11a 和图 3.11b 所示的足印记录揭示了熟练的二足行走步态、标准的左右脚姿势和像现代人一样的大脚趾。从跨步幅度看，两个成年古猿的身高大约在 4.7 英尺到 5 英尺(约 1.43 米到 1.52 米)之间。这一足印记录的一个特征是，其中一只成年古猿跟着另一只成年古猿走，并且后者完全踏着前者的足迹来走。第三只体格较小的古猿紧跟在他们的左侧，而且三者的足迹略呈迂回曲线状，表明他们是在手牵着手漫步。图 3.11c 所示为第三只古猿足迹的摄影测量等高轮廓线图 (Day，1985)。

这些足迹化石不仅无可非议地证实了南方古猿能熟练地以二足行走，而且也揭示了他们“人际关系”的一面。这几只古猿手牵着手在漫步，而且其中一员准确无误地踩着另一员先导的足迹来走。我们可以想象自己有幸目睹了 360 万年前一个古猿家庭(参见 5.6 节)在新形成的火山灰上散步(就像今天我们漫步在退潮后的海滩)的宜人画面。将图 3.11 所示的足印记录和赤足行走的现代人足印所做的比较表明，两者在所有方面都相同(Day，1985)，与猩猩的步态相比则明显不同(Tuttle，1985)。

显然，纤细型南方古猿已是相当熟练的二足行走者，实现了人类化进化路途上的第一个重大进展。骨架结构的进化转变(图 3.8、图 3.9 和图 3.10)印证了自四足行走的体态和步态到二足跨步行走步态的功能转变。从图 3.11 所示的颇有把握的步态可以推测，南方古猿不用前肢的支撑也能保持直立的体态。

这些足印记录也揭示了第二者是怎样准确无误地踩着第一者的足迹来走的。这一举动需要第二者的注意力高度集中。对先导的第一

者来说是熟练的无意识行动，但对紧随其后的第二者而言，则需要熟练的随意控制才能准确无误地踩着第一者的足迹来走。

从猩猩笨拙的四足行走步态(加上偶尔半立的体态和二足蹒跚的步态)到图 3.11 所示的二足行走优雅步态，这在进化上是一个巨大的进步(Napier，1967)。随着骨架结构的进化转变，肢体肌肉(尤其是髋关节附近的肌肉)也有所变化。与猩猩相反，纤细型南方古猿的中小臀肌在行走时起稳定平衡作用，以限制由伸肌和展肌的运动引起的摇晃。而中小臀肌原先的伸肌功能则为增大了许多的大臀肌所取代。纤细型南方古猿化石骨盆的肌腱连接部位表明，这种肌肉结构的变化已经部分到位了。这就意味着纤细型南方古猿已几乎能像现代人那样优雅地行走。大脚趾在此间的关键作用(图 3.9c 和图 3.9d)也从图 3.11c 所示的足迹中得到了印证。

3.3.3 二足站立

由四足行走到二足行走的转变，必然要求对神经系统进行重新设计。可惜的是，我们对保持二足站立的神经机制所知甚少。据这方面的最权威学者(Nashner，1985)估计，我们对各种干扰条件下保持站立体态的复杂神经机制的认识还处于相当初级的阶段。

图 3.12 所示为最简化的实验研究中的一种。试验对象站在一个可前后移动的平台上。其躯体和四肢肌肉的动作电位被仪器记录下来，用来研究试验对象从人为引动的前后摇摆恢复原初站立体态的机制。这一神经肌肉反应的目标是把身体重心挪回到二足支撑的中心位置。试验对象必须预先在两种可能的反应机制间择一而行。一种是脚踝策略：脚踝伸肌首先收缩使双腿后移(如图 3.12 所示，身体由粗线位置后移到细线位置)，然后膝部屈肌和下躯体的肌肉使身体重心恢复到在平台上的原始位置，试验对象的头部也同时后移(在图

3.12中用粗箭头标出)。另一种是臀部策略:当平台摇摆幅度较大或者试验对象对平台表面没把握的时候,大幅度屈曲臀部关节成为主要的补偿机制,试验对象的上体前倾、头部前移,但身体重心后移而恢复到原位。

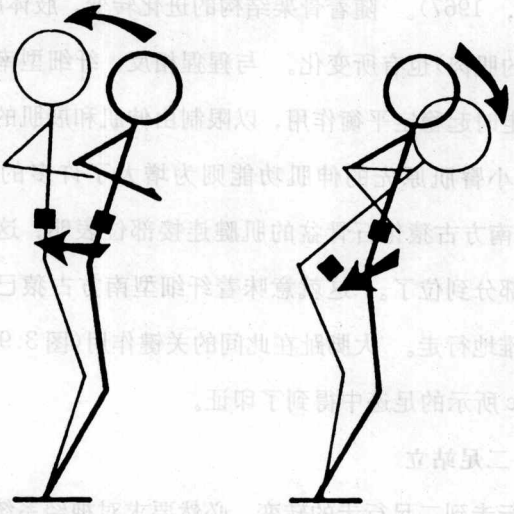


图3.12 "脚踝"和"臀部"策略:身体移动的模式。粗轮廓线表示因平台摇摆移位而失去重心的原初体位,细轮廓线则表示恢复后的体位。这些人体轮廓线是按实验录像描绘的(为清楚起见,对运动的幅度有所夸大)。值得注意的是,试验对象按脚踝策略作出反应时,其头部和身体重心(实方块)都向后移。而臀部策略则使得身体重心移向后下方,其头部移向前下方。(Nashner, 1985.)

即使是如此简单的身体重心补偿动作,仍给感受器官和中枢神经机制带来不少难题,尤其是视觉系统在其中的作用以及前庭感觉神经对头部位置和转动的感受机制,都面临非常复杂的难题。推测前庭神经必须作出更快的适应性反应,而视觉系统则必须给出更稳定可靠的定位(Nashner, 1981)。但是由于人类是唯一的二足行走灵长类,技术上和伦理上的原因使得科学家很难对与保持站立体态有关的脑区

(诸如大脑和小脑皮层以及视觉和前庭神经系统)进行实验研究。下一节在探讨行走和灵活敏捷性时，我们会再谈及这个问题。就眼下而言，只要认识到以下这一点就足够了：南方古猿进化到直立体态，意味着其中枢神经系统必定发生了非常复杂的变化。

3.3.4 神经机制

二足行走的步态(图 3.11)揭示出大脑神经的运行方式发生了变化。但令人惊讶的是，人类对自身二足行走的神经控制机制却了解甚少。几乎所有有关的科研都是用踏车和选择性脑损伤的方式来研究四足行走的神经机制(见 Grillner，1981)。

格赖尔纳(Grillner，1981)指出，这样的研究忽视了实际生活中动物运动所面临的基本问题，而这个问题在人工实验室条件下的简单重复踏车实验里是不存在的。比如，就是平常在街上漫步，人需要非常发达的感知能力(尤其是视觉感知)来时时刻刻用意愿调节自己的步态。奇怪的是，对步行的神经机制的研究多集中于脊髓、脑干、基底神经节和小脑，却忽视了大脑运动皮层和锥体束的作用。诚然，帕金森综合征患者因基底神经节损伤导致的运动不能症会造成起步困难。但更重要的是要认识到(如图 3.13 所示)，步行时大量调制和控制的感觉输入不仅传递到小脑和基底神经节，而且也传递到大脑运动皮层(DeLong and Georgopoulos，1983)。步行时肌肉的收缩主要是受来自大脑运动皮层的相应锥神经体细胞的节律性序列发放冲动控制的。不然的话，我们也就不可能以按部就班地随意控制而漫步于拥挤的街头或陌生的地域环境了。

弗罗因德和胡梅尔斯海姆(Freund and Hummelsheim，1985)就人类大脑皮层对肌肉的控制作了极好的概述，对中轴肌肉和近远端肢体肌肉的控制也有详尽的描述。如图 3.14 所示，两条主要下传神经

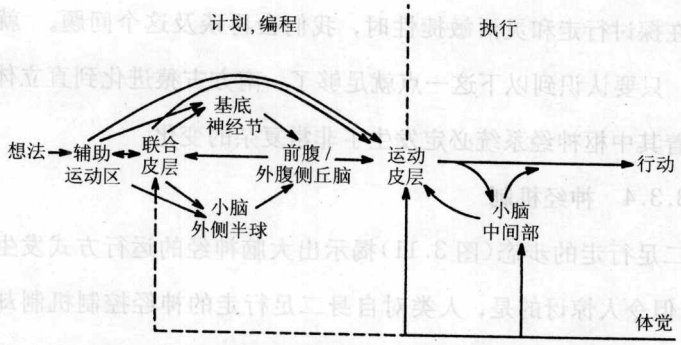


图 3.13　执行和控制随意运动的神经通路示意图。 箭头所示的神经通路含成千上万的神经纤维。 为简化起见，图示小脑中间部直接投射到运动皮层，而实际上这条通路要经过外腹侧丘脑。（根据 Allen and Tsukahara， 1974 改制。）

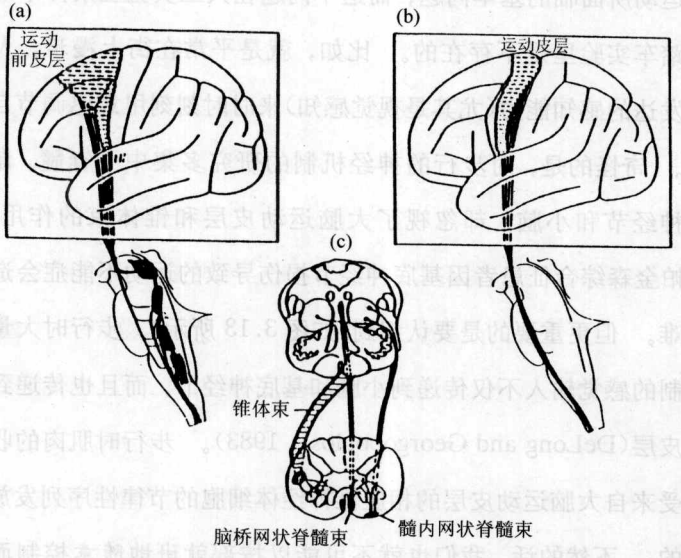


图 3.14　由运动前皮层(左图)和运动皮层(右图)下传的主要神经投射示意图。 运动皮层(MI)通过直接的皮层—脊髓神经通路下传，而运动前皮层(PMC)则通过间接的皮层—网状脊髓神经通路下传。 大脑半球和脑干的侧面图显示由运动前皮层到脑干网状结构(左图)的投射，以及运动皮层到脊髓和脑桥的投射(右图)。 脑干和脊髓的剖面图显示锥体束(PT)、脑桥网状脊髓束(PRT)和髓内网状脊髓束(MRT)。 (Freund and Hummelsheim， 1985.)

通路分别是：皮层—网状脊髓神经束和主要源于运动皮层(布劳德曼4区，图3.5和图3.6)的锥体束。前者主要源于运动前皮层，下传到脑干，经网状结构大神经细胞分岔为两条神经束，沿脊髓两侧下传(图3.14)，激发中轴和近端肢体肌肉的运动神经。后者则在延髓交叉到对侧下传(图3.6)，控制对侧肢体的远端肌肉。由于二足行走的每一步以一远端肢体肌肉——踇长屈肌——的收缩为起始，运动皮层沿锥体束下传的神经脉冲发放必定在其中起了主要的作用。当然运动皮层也会对其他下肢肌肉起作用，而皮层—网状脊髓神经束多半参与了中轴肌肉和髋关节的运动调节。但对此有待更多的研究。

魏森丹季(Wiesendanger，1981b)曾收集了许多锥体束综合征的临床病例(其病因多为锥体束系统脑损伤)。有三例的脑损伤几乎完全集中在锥体束上，症状都是先四肢软弱麻痹，随后转为大脑性麻痹。魏森丹季记述了一个独特病例，病人的绝大部分锥体束被破坏，而依赖于仅存的残余锥体束，该病人仍然能够做随意运动，而且其运动强度的减弱程度要比其锥体束的损伤程度低许多。由于每一运动神经元接受来自许许多多锥体束神经纤维的输入(Phillips and Porter，1977)，可以想见残余的锥体束对原先来自于其他锥体束神经纤维的输入自动地有所补偿。同时再把人类和灵长类动物锥体束损伤的实验研究(尤其是托尔的经典研究，Tower，1940)相比较，魏森丹季(1981b)认为锥体束对大脑皮层损伤引起的功能障碍只起了次要作用(并不是元凶)。他同时也得出结论认为，把姿态和运动分开来研究完全是人为的。姿态调节往往要求和熟练运动一样的准确性和复杂性，两者都需要像锥体束这样的快速反应神经控制系统。

按这样的思路，梅尔维尔·琼斯和瓦特(Melvill Jones and Watt，1971a)曾对人类踏步时腓肠肌的响应作过独特的研究。当试验对象

下台阶时，肌电图记录显示腓肠肌在脚触地前 135 毫秒提前开始响应。而且随着步伐的加大，这种响应也提前得更早，幅度也更大。其明显的作用是，腓肠肌提前收缩以应对随之而来的支撑体重的需求。如果腓肠肌仍受图 3.7 所示神经回路的控制，在脚踏到地面时才开始响应，那就太迟了，不足以有效地完成迈步动作。由此推测，在向下迈步的起始阶段，因试验对象头部的下移而激发内耳耳石前庭感受器官，尔后神经脉冲经网状脊髓神经通路和前庭神经通路下传而导致腓肠肌收缩（Melvill Jones and Watt, 1971b; Wilson, 1983）。

但是，运动皮层也有可能是由于下台阶时视野变化引发的、来自视觉系统的信号输入所激发的。因此有必要对内耳前庭感受器官在应对意外坠落时的作用作进一步研究。腓肠肌肌电图记录显示有 74 毫秒的滞后，这对短于 15 厘米的坠落都是太迟缓的反应了，并不能缓冲坠落带来的冲击，试验对象因脚踝受冲击而感到不适。即使是只有 2.5 厘米的意外坠落，试验对象也会感到不适。对连续跳行时肌肉活动的研究必须考虑到，内耳感受器官对自由坠落时重力突然消失的反应而产生的对肌肉的刺激（Melvill Jones and Watt, 1971a）。学者们认为，连续跳行的常见频率是由以下三种和肌肉活动有关的因素决定的：期待着地时间；起始下一跳跃的功能性牵张反射（Chan *et al.*, 1979a）；对跳跃开始时失重状态的前庭神经响应。这三种因素在研究二足步行时的节律性肌肉活动中也都必须加以考虑。要注意所有三种因素都是大脑皮层中枢在起作用。人类行走的节律性步态仅仅以脊髓神经机制是无法解释的，就是以较低级的大脑神经机制，诸如前庭神经输入到网状脊髓神经通路和前庭脊髓神经通路，也不能作完满的解释。

如图 3.13 所示，二足行走的步态基本上依赖于来自大脑运动皮层的节律性脉冲发放，而后者则又受到大脑皮层其他脑区、基底神经节和小脑的周期循环活动的影响。在南方古猿由四足进化到二足行走的过程中，所有这些复杂的神经机制都得重新改组。当然，像控制交替迈步这样的控制四足行走的神经机制仍会保留下来。

现在让我们再来查看和假想 360 万年前一家三口漫步的足迹(图 3.11)。其中两只古猿(领头的长者和第三只体格较小的古猿)只是在做寻常漫步，并不需要持续不断的随意控制。但第二只成年古猿则是准确无误地踩着领头者的足迹来走的。这样精确控制的行动需要来自大脑运动皮层经锥体束下传的神经冲动发放的精确随意控制，以及来自大脑感觉系统尤其是视觉系统输入的控制。莱托里足迹(图 3.11)为我们提供了对南方古猿行走步态的一个奇迹般的管窥。但我们必须认识到，这只是许许多多各种各样日常二足行走步态的一个典型缩影。根据这一独特实证，我们可以假想古猿所有其他日常活动(诸如打猎、交战和把食物搬回到集居地)也都有类似的二足行走活动。如图 2.5 所示，纤细型南方古猿早在莱托里足迹所处年代之前至少 100 万年就已存在。因此，在进化上有足够的时间使骨骼、关节和肌肉有所改变以适应二足行走的需要(图 3.8、图 3.9、图 3.10)。

纤细型南方古猿的步行方式在莱托里足迹(图 3.11)所处年代之后的 100 万年间并没有多少变化，处于第 1 章里所说的进化静态平衡，直到 250 万年前才被图 2.5 所示的进化分支发生所打破。在纤细型南方古猿存活的漫长岁月间，其脑容量只有很小的增长(从其人猿首科动物祖先的 350 毫升增长到平均 460 毫升)。毫无疑问，二足行走步态必然导致中枢神经系统的重大改组，但看来二足行走需要有比四足行走更简单的神经控制机制，实际上四足行走时神经系统要对

四肢作时空协调。然而，四足支撑更易于保持站立体态的稳定性。原始人之前的人科动物已经具备了非常有效的复杂运动神经控制系统，这一点可见于现代灵长类动物，其运动器官要比所有其他哺乳动物更多样化，而且控制得更好。据推测，纤细型南方古猿精确控制的灵巧程度可与未经训练的现代人相媲美。

看来纤细型南方古猿还没有制作石器工具的能力，但已在用动物的骨头和动物头上的角以及木头充当工具(由于木头不会变成化石所以至今无法证实，Leakey and Lewin，1977)。可以想象，古猿用木头做成的简单武器、棍棒、梭镖等来交战和打猎。由此而生的用手技巧对生存尤为重要。纤细型南方古猿遍布东非和南非各地，但至今尚未在欧亚大陆发现它们的化石(Tobias，1983)。

3.4 精细运动控制的神经机制

对我们身体所有运动的精细控制依赖于来自周边感受器的反馈信号。一旦从肢体到中枢神经系统的感觉输入受到阻滞，该部分肢体就会出现运动不能或混乱(Denny-Brown，1966)。由皮肤和关节来的感觉输入固然重要，而由肌肉感受器来的感觉输入则更为重要(Matthews，1981)。如图 3.15 所示，来自绕在肌梭中一肌肉纤维上的螺旋环绕神经末梢的发放沿传入神经纤维 Ia 传入到脊髓(图 3.7 已有描述)。从肌梭到脊髓的几束梭内神经纤维分为两类，但聚集成一束传入。除了较大的传入神经纤维 Ia 的螺旋环绕神经末梢外，第二类较小的传入神经纤维也在肌肉纤维上分布有从属神经末梢。就本书的目的而言，图 3.15 所示的简化示意图已足够说明问题了。简而言之，来自运动神经元的动感是经传入神经纤维 Ia 的单突触神经分布上传的(图 3.7)。

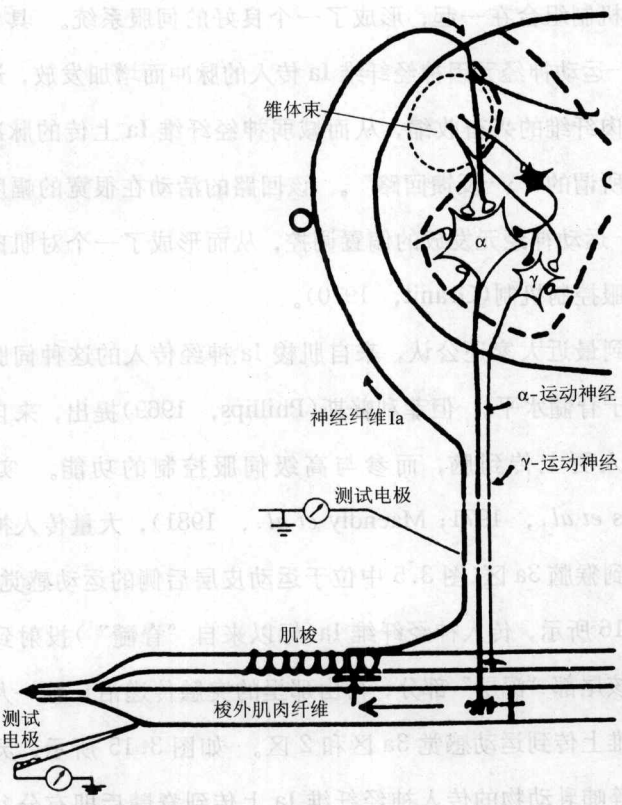


图3.15　α-神经分布和γ-神经分布示意图。图中描绘了脊髓和肌肉之间的神经通路，尤其是α-运动神经元和γ-运动神经元的作用及其相互作用。

肌腱的拉伸(如图3.15左下方的箭头所示)会导致绕在肌梭上的神经末梢发放神经脉冲，并沿神经纤维Ia上传。如果梭内肌肉纤维因来自γ-运动神经元的神经脉冲而兴奋收缩，这会导致螺旋环绕神经末梢的大量脉冲发放，α-运动神经元的单突触神经活动也会加强。另一方面，如果梭外肌肉纤维因来自α-运动神经元的神经脉冲而兴奋收缩的话，这会分担和减轻与之平行的内侧肌梭的紧张度，致使螺旋环绕神经末梢少发放或不发放。但如果γ-运动神经元和α-运动神经元同时发放的话，肌梭只会兴奋收缩，而不会松弛。以上列举

的几种机制组合在一起，形成了一个良好的伺服系统。具体地说，如果 α-运动神经元因神经纤维 Ia 传入的脉冲而增加发放，这会加强梭外肌肉纤维的兴奋收缩，从而减弱神经纤维 Ia 上传的脉冲发放。这就是所谓的“γ-反馈回路”。该回路的活动在很宽的幅度范围内又受 γ-运动神经元发放的偏置调控，从而形成了一个对肌肉收缩的可调伺服控制机制(Granit，1970)。

直到最近大家还公认，来自肌梭 Ia 神经传入的这种伺服控制机制只限于脊髓水平。但菲利普斯(Phillips，1969)提出，来自肌梭的神经传入更上传到脑，而参与高级伺服控制的功能。实验表明(Phillips *et al.*，1971；Maendly *et al.*，1981)，大量传入神经纤维 Ia 上传到猴脑 3a 区(图 3.5 中位于运动皮层后侧的运动感觉皮层)。如图 3.16 所示，传入神经纤维 Ia(标以来自“脊髓”)投射到丘脑后腹外侧核尾部“深层”部分，再由那里的突触传递沿丘脑—大脑皮层神经纤维上传到运动感觉 3a 区和 2 区。如图 3.15 所示，灵长类和其他高等哺乳动物的传入神经纤维 Ia 上传到脊髓后即有分岔：其中一支投射到该节脊髓内的运动神经元(图 3.7)，另一支则沿背部脊柱上传，经脑干外侧楔形核中转，再沿名为内侧襻绾带的神经束投射到丘脑后腹外侧核尾部(VPLc)“深层”部分(图 3.16)。

近来，对上述肌肉神经传入纤维在正常人身上的发放模式的研究，有了非常重要的结果(Chan，1983)。譬如，脚踝的突发背屈不仅会诱发腓肠肌的脊髓反射收缩，而且会导致一种更强的、略微延迟了的收缩，后者称为功能性牵张反射(FSR)。脊髓反射的平均滞后时间是 37 毫秒，而 FSR 则需要 108 毫秒(Chan *et al.*，1979a)。对感受到的肌肉伸展最快的自主神经响应平均也需要 157 毫秒，明显晚于高强度持续 FSR 的起始时间。在 FSR 的滞后潜伏期间，因肌肉牵

张而引发的神经传入有足够的时间上传到包括大脑和小脑在内的高级神经中枢，并下传来自中枢的伺服控制信号到肌肉，从而完成菲利普斯(Phillips，1969)提出的高级伺服控制回路的运作。

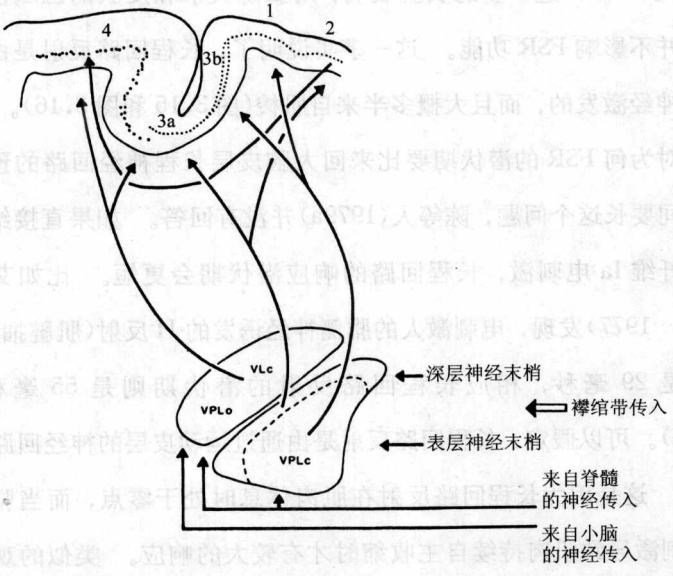


图 3.16　丘脑，包括后腹外侧核尾部(VPLc)和后腹外侧核前部(VPLo-VLc)，以及其神经传入传出分布；大脑皮层，包括运动区(4)和运动感觉区(3，1，2)的矢切面示意图。VPLc 的前背侧区接收来自深层神经末梢的传入(包括来自内侧襻绾带的肌肉神经传入)，再投射到大脑皮层 3a 区和 2 区。VPLc 的核心区则接收来自表层神经末梢的襻绾带传入，再投射到大脑皮层 3b 区和 1 区。来自小脑的神经传入只在 VPLo-VLc 中转，与 VPLc 没有交叠，随后只投射到大脑皮层 4 区，极少或完全没有投射到大脑皮层 3a 区。但来自脊髓的神经传入则同时在 VPLc 和 VPLo 两个部位中转，尽管对此还所知甚少。如本节后文所述，这里也标出了大脑皮层 2 区到 4 区的投射。(引自 Friedman and Jones，1981。)

陈等人(1979a)的实验表明，FSR 的滞后潜伏期的长短取决于上述长程神经回路的长短，从而确认了 FSR 是受高级伺服神经通路控制的。譬如，上臂双头肌 FSR 的平均潜伏期是 50 毫秒，而上腿四头肌的平均潜伏期则是 67.8 毫秒。肌腱收缩的脊髓反射和功能性牵张反射之间的时差，显然可以由相应的脊髓中枢到高级神经中枢神经通

路的长短来解释。比如，对双头肌是32毫秒，四头肌是47毫秒，腓肠肌则需要73毫秒。脊髓损伤病人损伤部位以下不再具备FSR功能，这是证明FSR是一种长程回路反射(LLR)的另一个重要佐证。陈等人(1979b)进一步的实验表明，对脚踝关节和皮肤的区域性完全麻醉并不影响FSR功能。这一事实说明了，长程回路反射是由肌肉传入神经激发的，而且大概多半来自肌梭(图3.15和图3.16)。

对为何FSR的潜伏期要比来回大脑皮层长程神经回路的预期传导时间要长这个问题，陈等人(1979a)并没有回答。如果直接给传入神经纤维Ia电刺激，长程回路的响应潜伏期会更短。比如艾尔斯(Iles，1977)发现，电刺激人的腓侧神经诱发的H反射(肌腱抽搐)潜伏期是29毫秒，相应长程回路反射的潜伏期则是55毫秒(图3.17d)。可以假定，长程回路反射是由通过运动皮层的神经回路来完成的。这是因为长程回路反射在肌肉休息时处于零点，而当腓侧神经受刺激导致肌肉持续自主收缩时才有较大的响应。类似的观测发现，小腿后侧的比目鱼肌腱抽搐和长程回路反射的潜伏期分别是31毫秒和57毫秒(如图3.17e所示)。由于传入神经纤维Ia沿背部脊髓的快速神经纤维上传到背部脊柱核团，这种上传到运动皮层的神经通路的传导时间正好解释了这两个例子里相对较短的长程回路反射延时。

马斯登等人(Marsden *et al.*，1978a，b，1983)对人的拇长屈肌反射响应作了独到的研究。该肌肉的独特之处在于，拇指关节的屈伸完全由它控制。当拇长屈肌由持续内屈状态突然开始伸展时(图3.17a)，该肌肉作出一系列的反射响应(图3.17b)。其中最快的经过25毫秒的潜伏期，是由图3.7所示回路产生的通常肌腱抽搐。稍后的两个响应的平均潜伏期分别是40毫秒和55毫秒，而且

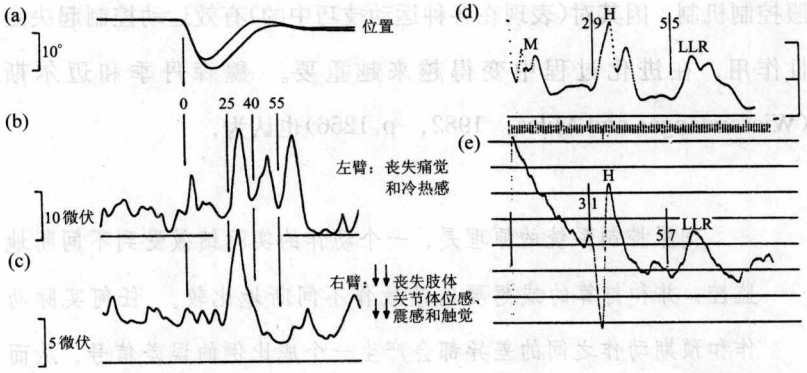


图 3.17 (a)—(c)：患右脑干损伤的病人对其拇长屈肌作短暂快速突发牵张的响应。右脑干损伤会导致左臂丧失痛觉和冷热感，右半身丧失肢体关节体位感、震感和触觉，但没有运动功能缺陷。(a)左右拇指的角度位置记录。(b—c)拇长屈肌全程校正肌电图，(b)为左手，(c)为右手。试验对象保持拇指顶住 2 N 的恒力。在 0 时刻(图中以垂直线标出)，施加仅持续 3 毫秒的 30 N 冲击力。图中的肌电图迹线是对 24 次试验平均的结果。从左拇长屈肌肌电图可清楚地看到脊髓单突触潜伏期(25 毫秒)和两个稍后的响应(40 毫秒和 55 毫秒)。但右拇长屈肌肌电图只有脊髓单突触响应，而没有长程回路反射的迹象。(Marsden *et al.*, 1978b) (d)对人腓侧神经刺激诱发的胫前肌响应的记录。对运动神经纤维的刺激超过诱发阈值而引发起始时刻的 M-响应；接着是滞后 29 毫秒的 H-反射和滞后 55 毫秒的长程回路反射。长程回路反射的程度取决于当时自主运动所处的水平，在静止时则为零。(Iles, 1977) (e)对人胫侧运动神经纤维施加刚好位于诱发阈值的刺激。H-反射起始时带有正偏隆起，滞后 31 毫秒，而长程回路反射滞后 57 毫秒。要求试验对象以脚尖站立、体态前倾，从而激活运动皮层对踝展肌的控制，而引发长程回路反射。刺激频率是 3 赫兹，图示肌电图迹线是对 50 次响应平均的结果。(Deletis *et al.*)

都是自主性的，并不属于任何一种随意响应。有许多临床病例(Marsden *et al.*, 1978a, b)证明，这两种自主性响应是来自脑的上层，尤其是运动皮层的长程回路反射的结果。如果脑损伤涉及上下来回于大脑皮层的神经通路，这两种自主性响应或完全消失或衰落(图 3.17c)。属于小脑的核团(中间核和齿状核)也有可能参与了 55 毫秒潜伏期的反射响应。对拇长屈肌突发伸展有意识的反应则姗姗来迟，平均潜伏期是 126 毫秒。这种随意响应或是强阻抗或是松弛，都要比常规反应时间来得短。李等人(Lee *et al.*, 1983)对人手腕屈肌突发牵张作了类似的研究，观测到了类似的长程回路反射。

可以推测，长程回路反射作为高级脑中枢(尤其是运动皮层)的伺

服控制机制，因其对(表现在各种运动技巧中的)有效运动控制起决定性作用，在进化过程中变得越来越重要。魏森丹季和迈尔斯(Wiesendanger and Miles，1982，p.1256)也认为，

> 伺服控制系统的原理是，一个动作的实际绩效受到不间断地监控，并和打算的或想要的绩效作不间断地比较。任何实际动作和预期动作之间的差异都会产生一个成比例的误差信号，从而引发一个控制信号来自动补偿这个误差。就假想的皮层体位伺服控制系统而言，肢体动作引发的扰动会以与肌肉刺激强度成比例的强度激发肌肉牵张感受器。这一误差信号传到运动神经元，导致潜伏期为 M_2(长程回路反射)的肌肉收缩，从而对起初的负荷摄动作了补偿。

每做一个动作前，对肌肉收缩所需的强度都有一个初始判断。任何误判都会激活包括 Ia 在内的肌梭感受器。比如，对手的动作的误判会引发校正 LLR，从而造成来自运动皮层的神经发放有所改变，在短于 50 毫秒的潜伏期后对手的动作作出校正响应。对脚踝展肌的校正 LLR 的潜伏期在 70 毫秒左右。这种校正补偿是自动且无意识地完成的。正如琼斯(Jones，1983)指出的那样，如果大脑皮层的 Ia 神经通路是经由大脑皮层 2 区传到运动皮层的，看上去这是一个合理的设计。鲍威尔和芒卡斯尔(Powell and Mountcastle，1959)已证实，所有来自关节和韧带的深层感觉输入都汇聚到大脑皮层 2 区(图 3.16)。一个合理的推断是，这些输入和 Ia 输入在 2 区整合，这样由 2 区到 4 区(运动皮层)的神经投射就携带了使运动皮层伺服回路能有效运作的关键信息。进一步可推断(图 3.16)，到大脑皮层 3 区

的 VPLc 神经投射是在传达肌肉收缩的感觉信息，与此同时到 2 区的 VPLc 神经投射则被接力传递到 4 区，为伺服控制机制所用。

Ia 感受器到运动皮层的神经通路及其参与长程回路反射的作用，在其他哺乳动物的神经系统中也有发现［譬如猫（Landgren *et al.*，1984）］。一般都假定，人猿首科动物对运动响应的长程回路控制已经相当进化发达了（见 Phillips *et al.*，1971）。我在这里要提出的是，原始人类身上这种长程回路控制机制的逐渐进化是原始人能灵巧用手的关键，这一点在石器文化的循序演进中体现得越来越明显（图 6.10）。

魏森丹季（Wiesendanger，1981a）曾引用博宁（Bonin）的话，大意是说，猴的布劳德曼 4 区和 6 区体积相同，而人的 6 区要比 4 区大六倍（图 4.4）。布西（Bucy，1935）以及彭菲尔德和贾斯帕（Penfield and Jasper，1954）也注意到了 6 区的扩张。看来人类扩大了的 6 区对高级运动控制越来越重要（Fulton，1949；Wiesendanger，1981a）。6 区脑损伤会导致运动不能症和视觉—运动操作障碍（Freund and Hummelsheim，1985）。图 3.6 则图解了另一个进化发展。拇指和其他手指在运动皮层的映射有了极大的扩展。正如下节所述，这与手的精细运动技巧的进化发展有关。

3.5 手的技能动作

二足行走给纤细型南方古猿带来的另一个极大好处是，前肢不再为步行所需，而可以用来做多种多样的技能动作。从手骨架的变化可清楚地看到这一点。拇指变长且向外展，这样用拇指和其余指尖可做精细抓握动作。而在此之前它们只能做全手掌抓握的动作，像类人猿和人能做的那样。图 3.18 所示化石显示（Napier，1962a，

b)，原始人拇指(e)处于从其假定先祖人猿首科动物(d)(用少年大猩猩代表)到现代人(f)的转变过程中。原始人拇指的长度、骨骼强度和顶尖骨节宽度(图 3.18a、图 3.18b、图 3.18c)都有增长。所有这些变化都有益于改进拇指和其他手指对握的能力。

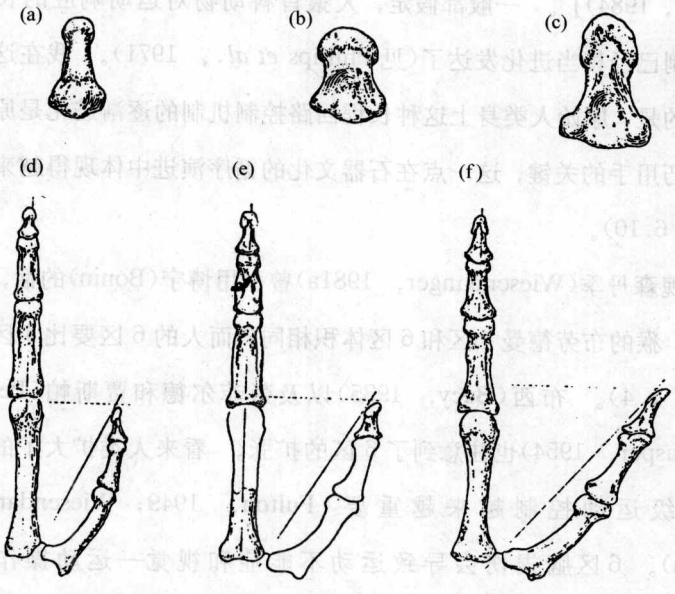


图 3.18　少年大猩猩(a, d)、奥杜瓦伊古猿(b, e)和现代人(c, f)的手骨。拇指顶尖指骨(a, b, c)的宽度和相应的长度逐步增加。d、e 和 f 显示拇指的长度以及拇指和食指间的角度也逐步增加。奥杜瓦伊古猿手骨(e)以轮廓线标出的部分遗缺化石证据，是按其他证据重构的。(b)引自 'The evolution of the hand' by J. Napier. Copyright © May 1977 by Scientific American Inc., all rights reserved。

360 万年前栖息于莱托里的纤细型南方古猿已具有相当好的二足步态，但虽经仔细发掘，至今并没能在莱托里(图 3.11 和图 3.19)(Leakey, 1981)和其他纤细型南方古猿遗址(Tobias, 1971)找到哪怕是最原始的石器工具。而在邻近的奥杜瓦伊峡谷，发掘出了距今 190 万年的各种石器工具，包括砍砸器、多面体、石片、椭球体、刮削器和雕刻器(图 6.10a)。这些石器多用熔岩石做成，也有用石英石

做成的锋利石片，可用来切割什物(Leakey，1981)。

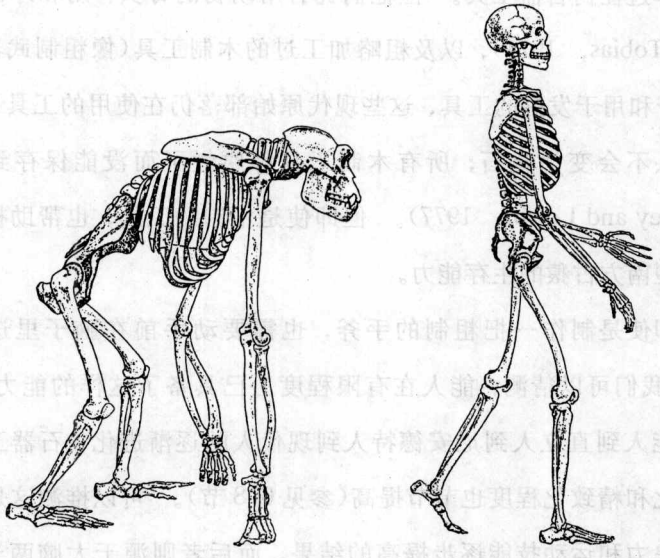


图 3.19　大猩猩和人骨盆的形状和朝向反映了四足行进和二足行走之间的姿态差异(见图 3.8)。大猩猩的坐骨较长，髂骨向两侧展开，整个骨盆向水平位前倾。而人的坐骨很短，宽大的髂骨向前伸展，骨盆位置垂直。(From 'The antiquity of human walking' by J. Napier. Copyright © April 1967 by Scientific American Inc., all rights reserved.)

和距今 190 万年的粗制石器工具一起出土的是比纤细型南方古猿更进化了的能人的化石，其脑容量已达 650—670 毫升(Leakey and Lewin，1977)。

看来距今 360 万年的纤细型南方古猿还没有进化到能够制作石器工具的程度。我们可以猜想，这是因为纤细型南方古猿的脑还不够发达，还不足以控制用手的技能来应付制作石器工具的要求。证据是，粗制石器工具的制作只需要全手掌抓握动作就行了，纤细型南方古猿的手(图 3.18)足以做到这一点。就连大猩猩都能做全手掌抓握而且控制良好。因此，有待弥补之处更多的是大脑皮层的功能，而不仅仅是手的功效。

令人惊讶的是，在其存活的300万年间，纤细型南方古猿从来没有制作过任何石器工具。但他们拥有用动物的骨头、角和牙齿做的工具(Tobias，1971)，以及粗略加工过的木制工具(像粗制武器、棍棒、矛和用于发掘的工具，这些现代原始部落仍在使用的工具)。只是木头不会变为化石，所有木制工具都腐烂了而没能保存到今天(Leakey and Lewin，1977)。但即使是木制的工具，也帮助提高了纤细型南方古猿的生存能力。

即使是制作一把粗制的手斧，也需要动手前在脑子里进行构思。我们可以猜测，能人在有限程度上已具备了这样的能力。随着从能人到直立人到尼安德特人到现代人的逐渐进化，石器工具的多样化和精致化程度也节节提高(参见6.8节)。可以推测这是创造性想象力和运动技能逐步提高的结果，而后者则源于大脑两半球、尤其是运动前皮层和运动皮层以及所有相关神经联结的进化发展(图3.1、图3.13、图3.14、图3.16和图4.4)。手的精巧化(能作精细的抓握拿捏动作)对有效地使用工具也至关重要。沃什伯恩(Washburn，1960)曾强调了工具在人猿进化中的作用。使用工具会导致对工具的改进，进而影响往后工具的制作。如此渐进，最终原始人成了制作工具的艺术大师，尼安德特人的石片文化和克罗马农人的石叶文化(blade culture)体现了这一点。人猿进化最终以现代人的创造性想象力而达到了顶峰，这在史前的窑洞壁画和雕塑里已经体现出来(参见第6章)。

第 4 章　人猿进化和言语交流

要想探讨语言在人猿进化中所起的关键作用，就得先对人类语言和高等哺乳动物所用交流方式的性质和结构作一个哲理性思考。黑猩猩作为现存的我们人猿首科动物祖先的模型，是研究这些语言交流方式的最佳范本。

4.1　语言的四个层次

对语言范畴的最包罗万象的定义是由比勒(Bühler，1934)首先提出来的，尔后波普尔(Popper，1972，第 6 章；Popper and Eccles，1977，第 P3 章)又作了进一步的发展。重要的是要把动物语言和人类语言放在一起来研究。每种语言一般都涉及发话者、接收者，以及两者间的交流手段。这是一种特别的符号系统。

按比勒—波普尔的分类方法(图 4.1)，语言的两种低级形式是动物和人类共有的，而语言的另两种高级形式是人类独有的。对后者多有争议，容后详述。对前两种低级语言形式则多有共识：

功能		价值	
(4) 辩论性功能		正确性/不正确性	人
(3) 描述性功能		虚假/真实	
(2) 通报性功能		有效性/无效性	
(1) 表情性功能		显现/非显现	

图 4.1 人类语言的四个层次以及波普尔制定的相应价值。层次 3 和层次 4 是人类独有的。

1. *表情性或征候性功能*(expressive or symptomatic function)：动物和人类用呼唤、哭泣、欢笑等形式表达其内在情绪或感觉。
2. *发布性或通报性功能*(releasing or signalling function)："发话者"用征候性表情与"接收者"交流，期待后者有所回应。比如，警告性鸟啼向整个鸟群通报可能的危险。生态学研究揭示了大量这种类型的通讯功能(尤其是像灵长类那样的群居动物)。人类个体之间以及人和动物之间这种类型的交流就更多样化和更微妙了(比如人和牧羊犬之间、人和坐骑之间)。
3. *描述性功能*(descriptive function)：绝大部分人际交流属于这一范畴。我们互相讲述各自的经验感受；比如，近来气候对自家后花园的影响，商店里的货色和价格，近来外出旅游的经历，朋友邻居的长长短短，科学上的新发现，数不胜数。要注意到的是，前两种低级语言功能多是表情性的和通报性的发声而已。而语言描述性功能的独到之处是，陈述有可能事实上是真实的，也有可能是虚假的。说谎的可能性是固有的。
4. *辩论性功能*(argumentative function)：这一语言形式并不在比勒的语言三功能定义里，而是波普尔后来加上去的(Popper，1972，第 4 章)。这是语言的最高层次。由于其复杂性，这一功能无论在种系发生还是在个体发育过程中都是最晚才出

现的。批判性辩论的才能是和人类所具备的理性思维能力紧密相关的。

语言的这四个层次在由婴儿到儿童的发育过程中清晰可见，幼儿是循序渐进地由表情性层次到通报性层次，再到描述性层次，最终把握语言的辩论性层次的。语言的每个层次又为较低层次的语言所渗透，认识到这一点很重要。比如在辩论的时候，也会有感情的表达，也会用通报性语言以期说服对方，也会对事实证据进行描述作为论点的佐证。同时手势和体态也可能伴随言语表达，但其重要性从层次1、层次2、层次3到层次4语言水平逐渐递减。

4.2 语言表达

我们有必要先来介绍一下波普尔包含所有存在、所有经验的三个世界哲学思想。世界Ⅰ(World 1)是物理对象和自然状态的总体，包括人脑在内。世界Ⅱ(World 2)则包括所有的主观知识和意识状态。世界Ⅲ(World 3)是客观意义上的知识总体，是包括语言在内的整个人造的文化世界。(见图4.2。)

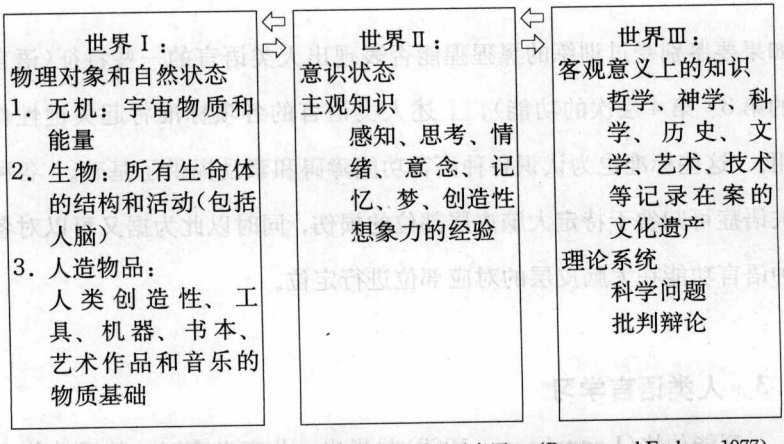


图4.2 包含所有存在、所有经验的三个世界示意图。(Popper and Eccles, 1977)

按其主观含义而言，“思想”（thought）一词是指一种精神（mental）体验或一个精神过程。我们可以称之为一个“思想过程”，这样的知识属于世界Ⅱ。与此相对照的是所有思想过程产物的综合体，也就是人类创造性的综合体，这就是波普尔的世界Ⅲ，我们将在10.2节和10.3节里讨论。咬文嚼字地讲就是说，主观的思想过程到世界Ⅲ里最终获得了一个客观的身份地位（Eccles，1981b）。

语言的口头表达可分三个层次。第一，必须要有一个合适的、众所周知的、包括各种类型词汇的词汇库——词典。第二，要有一个按语法规则将词语正确地排列组合起来的程序，也就是造句法。造句好坏的标准是由经验丰富的母语使用者来衡量鉴定的。第三，造出来的句子必须有意思，也就是语义上的标准。完全符合句法结构的句子在语义上可能完全是荒谬的。譬如乔姆斯基给出的一个例子（Chomsky，1962），

无色的绿色想法在狂怒地沉睡。

如果要鉴别受过训练的黑猩猩能否表现出人类语言的一些特征（语言的第3、第4层次的功能），上述人类语言的各项标准将起关键性作用。这些标准也为认识各种语言功能障碍和紊乱提供了基础。各种失语症可归咎于特定大脑皮层部位的损伤，同时以此为据又可以对各种语言功能在大脑皮层的对应部位进行定位。

4.3 人类语言学习

列能伯格（Lenneberg，1969）曾指出，儿童发育时，其运动能力

和语言能力是同步发展的。表 4.1 列举了从半岁到三岁再到四岁半儿童发育的大事记。这种运动和语言发育的一致性是就总体而言的，对具体情况不能完全照搬。比如得过小儿麻痹症的儿童，尽管其运动能力低下，其语言能力的发育仍然完全正常。另一方面，黑猩猩幼儿运动能力的发育比人类幼儿要快得多，但即使前者由人来抚养，其语言能力也将停留在很初级的手势语阶段而不再发展。4.4 节将对按特定训练程序教练的黑猩猩的语言发育研究进行讨论。

表 4.1　儿童的运动和语言发育的对应关系

年龄(岁)	运动能力大事记	语言能力大事记
0.5	用手支撑着坐起来；单手够物	从咕咕作声到用辅音咿呀学语
1	站立；单手搀扶着步行	单音节重复；有迹象表明能理解某些词汇；经常性地用特定的发声指明一定的人和物，也即婴儿最初的词汇
1.5	完全把握了抓和放的动作；自我推进的步态；倒爬下楼梯	能用 3—50 个词汇，但不能联成短语；能用连串的发声加语调来模仿谈话声；在语言理解上多有进步
2	能跑(也经常摔倒)；单腿向前跨步上楼梯	能用 50 个以上的词汇；常使用双词短语；对口头交流愈加感兴趣；不再呀呀自语
2.5	能双脚跳跃；能单脚站立 1 秒钟；能搭 6 块积木高的积木楼	每天能学新词汇；能说多于 3 个词的短语；看上去能理解所有对他说的话；但仍犯许多语法错误
3	能用脚尖走 3 码(2.7 米)远；能两腿交替跨步上楼梯；能跳跃 0.9 米远	词汇量达 1000 以上；能领悟 80%；说话语法接近于成年人口语；各种造句法错误，且自成一体，并可预见
4.5	能跳绳；单脚跳；直线行走	说话已较流利；语法不妥之处限于不常用的句法结构或高深的谈话内容

众所周知，出生几个月的婴儿已经在不断地练习使用其发声器官，已经开始在学习这种最复杂的运动协调了。学习发声是在听觉的指导下进行的。首先是模仿所听到的声音，随后在一岁左右才诱导到能讲最简单的单词，像爹爹、爸爸和妈妈。说话有赖于来自听觉的反馈，认识到这一点很重要。聋子是不会说话的。对语言能力

的发育过程而言，识别较表达更具决定性作用。幼儿对词汇有天生的渴望，他们会不断地询问东西的名称，即使是独处时也会喋喋不休地练习(Papoušek *et al.*, 1985)。他们学说话时敢于犯错误，按自己的规则来说，比如不规则变化的复数名词。但语言也不是光靠简单模仿就能学会的。幼儿能从听到的句子里提取句法规则和联系，再把这些句法原则用于他自己的语言表达中。

希尔曾深有同感地引用哈利迪(Halliday, 1975)对幼儿语言能力发育的一段论述，

> 语言功能发育的最初几个阶段可能几乎完全是**实用性**(pragmatic)的，幼儿用**原始母语**(protolanguage)来使唤支配周围的人，索求想要的东西，引发互动交流。幼儿用什物做互动交流中介的原始本能随后才发育转变为较成熟的**理性**(mathetic)功能……(Hill, 1980, p.348)

这里所讲述的是幼儿怎样用语言来认识外界环境，也即语言的认知方面的功能。当然，语言的**实用性**和**理性**这两个功能是密切交织、互不可分的，幼儿时时刻刻都会用到。与此相关地，特勒斯和比菲提出，

> 就幼儿自我参照的能力、其欲望和其生活环境的社会压力而言，都并不要求其具有造句的能力。但语言的这一基本功能却有着深远的影响。我们猜测，通过精通语言来表达感情、记录能为社会所接受的和不能接受的行为，这些功能都涉及语言的用法(语法和句法)，这可能提供了想要精通语言的根本动机。人

类语言的一个必要条件可能是能用符号来表征个体自我的能力。(Terrace and Bever, 1980, p.180)

我想提出一点，婴儿在头一年里就有的不寻常的语言发育进展，是婴儿在努力进行自我实现和自我表达的过程中自我意识发展的产物。其精神发育和语言发育之间有着正反馈的互动关系。即使婴儿与语言环境只有极有限的接触也仍然能够学会说话，这表明语言能力是生物遗传的。语言能力作为一种天赋的习性和对语言的天赋的敏感性是有遗传基因作为基础的。当然列能伯格赞同多布赞斯基(Dobzhansky, 1967)的观点，即我们不能就此认为存在语言基因。另一方面，确有一些基因为构筑大脑皮层与语言有关的一些特定区域以及所有和讲话有关的生理结构提供遗传信息指令。这些生理结构特征容后再论。

4.4 教黑猩猩学语言

笛卡儿提出人和动物之间有一个质的不同，那就是语言。动物都只是一些自动机，缺乏人类所独有的自我意识。动物之间通过相当有限的符号词汇来交流信息，但无言语可言，因为“语言反映了人类的精神过程，或者说描绘和塑造了思想的流程和特征”(Chomsky, 1968)。人类是以理智为导向的，而动物则凭借本能。笛卡儿认为，人类语言是人类灵魂的活动。毫无疑问，通过能与同一种群的其他成员相互交流的表情行为和通报发布手段，类人猿能熟练地使用图 4.1 中两种低层次的语言(Goodall, 1971, 1986)。但是，如果类人猿完全缺乏两种高层次的语言(图 4.1 中的 3 和 4)，这就是笛卡儿所指的质的不同之所在。

是达尔文进化论思想带来的科学革命确立了人类种系发生的来源，即现代人属于灵长类，与类人猿是近亲。于是，从所有方面去寻找从猿到人的连续性，论证猿与人的差别仅仅是许许多多量上的变化，这样的研究课题顺理成章地具有相当的吸引力。但这种平稳渐进理论的一大障碍就是人类语言的独特性。显而易见，在人类语言和类人猿语言之间存在着完全是质上的差别。于是又有一整套研究课题专门来论证类人猿的语言能力，试图证明这种差别仅仅是量上的差别。由此企图填补种系发生过程中的这个漏洞，从而确立格里芬(Griffin，1976)所谓的“精神体验的进化连续性”。

弗内斯(Furness)、海斯夫妇(the Hayes)和凯洛格(Kellogg)在他们早期研究项目里作了一系列大胆尝试，试图教在人类家庭环境里长大的黑猩猩说话。但即使花了几年的时间，最后黑猩猩也只学会说4个词：爸爸、妈妈、杯子和向上。他们把失败的原因归咎于黑猩猩发声部位存在解剖结构上的缺陷，使之很难发某些元音(Lieberman，1975)。但是，发声器官有严重缺损的人仍然能够说话，即使是整个喉部或舌部完全损坏也不例外(Limber，1980)。此外，人的发声器官在受到各种实验干扰的情况下能作调整补偿。因此林本(Limber，1980，p.211，p.214)得出结论，

> 所有这些事实应该让人们对人类发声器官的形态结构是人类语言基础的主张产生怀疑。正常健全的发声器官对人的语言能力既不是充分条件也不是必要条件。……当前对人发声器官的生物学研究成果，其主要影响看来并不在于增进了我们对人类语言的理解，而只是用来给一个先验假设(而不是像笛卡儿那样将其视为悬而未决的问题)提供物质基础。

教黑猩猩说话实验的失败引发了形形色色企图用其他训练过程来达到同样目的的研究项目。这些项目曾轰动一时，因为看上去这有可能突破人和动物之间存在的壁垒，意味着从猿到人的进化过程中，言语交流不曾有过质的变化，有过的只是循序渐进的量上的进步。

与此同时，对生活于自然栖息环境中的黑猩猩已经有了系统的研究，比如古多尔(Jane Goodall)对贡贝河流域自然保护区黑猩猩的研究(Goodall，1971，1986)。谢伯克和乌密克-谢伯克(Sebeok and Umiker-Sebeok，1980)汇编了一本有关教黑猩猩说话研究项目的文集，既包括了研究人员写的课题报告，也收集了几位语言学家对这些报告的评论。而且，实验研究人员之间的互评也同样尖锐。这本书给我留下很深的印象，其中的批评性言论给这个被媒体曝光过多的研究领域进行了一次急需的“心理疏泄疗程”。

为探讨黑猩猩的语言能力，加德纳夫妇自1966年起用美国手语对此作了迄今为止最广泛细致的尝试。之所以用手语是因为这更便于黑猩猩以它们天生的体态手势交流方式进行交流，黑猩猩从而有机会展示其学习语言的能力，而不会被所谓的发声缺陷所妨碍。多年间，他们研究的对象主要是一名叫娃舒(Washoe)的年轻雌性黑猩猩。娃舒苏醒时总是有人陪伴，研究人员之间以及他们和娃舒之间都用手语来交流。娃舒的手语“词汇量”达130个，而且能用多达4个“词”联起来造句。几乎所有娃舒发出的手语信息都是讨要食物和引起别人的注意，所以语言对她而言只是实用的交流手段。与此相对照的是，人类儿童的语言更多的是用来探询和学习外部世界，也就是4.3节里提到的理性功能。

加德纳夫妇(the Gardners，1980)对黑猩猩和人类婴儿学习词汇的速度作了定量的比较。一岁半以内，黑猩猩可能占点上风。但到

了两岁的时候，人类婴儿的词汇量超过了黑猩猩。当然，仅仅用词汇量来衡量语言能力并不合适，应该以如何运用词汇的方式来衡量才更妥帖。毫无疑问，黑猩猩能传达想要表达的意思，就像它们用手语时表现出来的语义能力。但它们做的连贯手势是否有其语法规则却令人怀疑。比如，黑猩猩会用手势“我”、“搔痒”和“你”以任何可能的次序排列来表达同一个索求：“你给我搔搔痒。”与此相对照的是，三岁儿童就已经能遵循句法来造句以恰当地表达其需求、指使他人、表示否定和提出问题了。

对加德纳夫妇的首创性研究结果也有一些批评。譬如，乌密克-谢伯克和谢伯克(Umiker-Sebeok and Sebeok，1980)指出，尽管加德纳夫妇有非常严格的标准，对黑猩猩的手语作引申过甚的解释是有危险的。另一种更严厉的批评指出，黑猩猩的手语可能是依照训练人员无意识发出的信号做出来的，也就是说所谓的手语只不过是驯兽表演。为了应对这些批评，加德纳夫妇(1980)使用双盲检验法来做实验，但仍然受到乌密克-谢伯克和谢伯克(Umiker-Sebeok and Sebeok，1980)以及朗博(Rumbaugh，1980)的批评。

人们曾经乐观地期待，像娃舒那样娴熟的“手语使用者”应该会表现出想要教其他不太熟悉手语交流的黑猩猩的欲望。但是，法茨和里格比(Fouts and Rigby，1980)报道，黑猩猩之间极少用手语交流。娃舒甚至也没能像所期待的那样教她的后代用手语。

> 娃舒，身为在人类家庭里抚养大的养女，并没有对她自己现已夭折的两个孩子表现出多少母爱。(Umiker-Sebeok and Sebeok，1980，p.50)

黑猩猩之间缺乏互教手语的事实，不能不令人对学过手语的黑猩猩是否真的把手语认作交流手段产生怀疑。

这些对黑猩猩学手语的研究到底告诉了我们什么？首先，黑猩猩能够学会使用代表事物和行动的各种手势。第二，黑猩猩能用手语这种符号体系作为一种工具性手段，来索要食物、寻求愉快的体验和表达它们的情感。所以，黑猩猩使用手语实属语言的两个低级层次(图 4.1)。至今并没有清楚的证据表明，黑猩猩能用手语做描述性表达，哪怕是最简单的“狗咬猫”或者其被动语态“猫被狗咬了”。正如希尔(Hill, 1980)指出的，黑猩猩至今没能表现出对简单嵌入句的运用，而一个三岁儿童就已经知道“萨拉喜欢这个带巧克力来的教练员”是由“萨拉喜欢这个教练员”和“这个教练员带巧克力来”这两句以简单的互参性句法联起来构成的。

为了更系统地、更明确地测试黑猩猩学习符号交流的能力是否与语言有关，普列马克(Premack, 1976)发明了一套用塑料片来代表词汇的符号系统(见图 7.1)。这套系统用塑料片的颜色和形状作为符号，也就是说，每种特定颜色和形状的塑料片代表一个特定的字词或事物。作符号交流时，塑料片借磁性挂在位于黑猩猩和教练员之间的语言板上。这些塑料符号与其所指的对象之间毫无相似之处，比如蓝色三角形代表苹果。教练的方法是通过奖励成功行为达到操作性条件作用。经如此训练后，一只名叫萨拉(Sarah)的年轻雌性黑猩猩掌握了代表物件、颜色和动作(“插入”、“拿”)的词汇，以及“在……上”(on)这个介词。在测验的时候，萨拉被要求对代表“与……相同”(same as)、“与……不同”(different from)、“……的称呼”(name of)、“……的颜色”(colour of)的符号作强迫性选择。普列马克非常精明地用这样的测试过程来研究黑猩猩学习和鉴别

的能力。但所有这些都只是让其学会了为实用目的使用第 2 层次的语言。列能伯格(Lenneberg, 1975)曾指出，对普列马克教练的黑猩猩的语言能力的理解，需要用更全面、更客观的测试方法作进一步的检验。

朗博(Rumbaugh, 1980)采用计算机技术研制了一台迄今为止最尖端复杂的教黑猩猩作符号交流的教练机。这台教练机配备两个 25 键的键盘，每个键代表一个特定的字词或短语。计算机 24 小时全程记录存储黑猩猩拉纳(Lana)所有的键盘操作，除此之外其符号训练过程基本上和普列马克的相似。键盘符号都是有关索要食物、饮料和服务的特定字词和短语，但要求黑猩猩必须按该系统特定的语言规则正确操作。朗博(Rumbaugh, 1980, p.250)的评价是："对拉纳来说，语言只是一种适应性行为，只有在其他途径不容易达到特定目的时才凸显其价值。"这个观点和我们先前的结论相一致，黑猩猩利用符号交流纯粹是实用性的，而不像人类幼儿是实用和理性相结合的。

与普列马克对萨拉的研究类似，我认为拉纳作的符号交流都只是在语言的两个低等层次上(见图 4.1)。而且上述两个实验里的黑猩猩是否使用了任何句法也是值得怀疑的(Fouts and Rigby, 1980)。

综观所有教黑猩猩学语言的实验尝试，我们可以得出如下结论：黑猩猩确实表现了出色的学习符号交流的能力。黑猩猩以用符号交流为手段来达到实用性的目的，像索取食物和社会接触。黑猩猩并没有把符号交流当作学习周遭世界的理性手段，但人类三岁幼儿对此已经驾轻就熟了。毫无疑问，黑猩猩能熟练掌握第 2 层次的符号交流(即通报)，但是能否上升到第 3 层次则值得怀疑，当然更不用提第 4 层次了。即使经过最辛苦费力的教练，黑猩猩至今也没能表现出这后两种人类语言的典型特征。黑猩猩能在语义上使用语言(尤其是手势语)，但至今没有明确的证据表明黑猩猩的语言表达具备任何句

法形式(Lenneberg, 1980; Brown, 1980; Bronowski and Bellugi, 1970, 1980; McNeill, 1980; Limber, 1980; Hill, 1980; Chomsky, 1980)。乔姆斯基总结道,

> 最近的研究从总体上看印证了一个并不十分令人惊讶的传统假定:其他动物无法掌握人类语言,哪怕是最初级的语言特征(即使是低智、严重残疾和社交障碍都不会影响人类掌握语言的能力)。近几年来,列能伯格、林本等也强调了这一点。人类和动物在语言能力上的差异看来是质上的,这种差异不只是量上的"多少",而是不同类型的智能构造。(Chomsky, 1980, p.439)

对教黑猩猩学语言的研究,作为一名站得远远的旁观者,我感到,起初认为黑猩猩能像人那样进行语言交流的厚望已经变成了失望。黑猩猩看上去没有什么兴趣想要交流。就好像它们的脑子里没有和人类思维相仿的东西。特勒斯和比菲(Terrace and Bever, 1980)讲述了一个非常有趣的实验,他们试图教黑猩猩自我的概念。盖洛普(Gallup, 1977)先前已经证实,黑猩猩会认出镜子里的自我。特勒斯和比菲说道,

> 我们想要强调的是,想要黑猩猩具备学习掌握具有人类语言特点的语法的欲望,关键可能在于黑猩猩得具备自我的概念。凭藉自我的概念,黑猩猩应该能够将其感情、意图等相对于其生活圈里的其他个体来概念化。但我们认为,迄今萨拉和拉纳都没能形成语言上的自我概念,而娃舒至多只是模棱两可。(Terrace and Bever, 1980, p.188)

黑猩猩在人猿进化中，是我们人类公认最近的亲戚。这也就是我在这里用长长一整节的篇幅来讨论教黑猩猩学高于图 4.1 中最低两个层次语言的种种尝试的原因。目的是要展示，从原始人到人类语言能力的进化变迁是何等巨大的成就。原始人具备图 4.1 所示的两个低级语言层次，且仅用于实用目的。而人类语言则包括了描述和辩论这两个高级层次及其理性质疑能力，这在渴望理解周遭环境、不断发问的三岁儿童身上就已经表现得非常明显。相反地，类人猿从不发问。所以我们要问：类人猿脑和人脑的语言中枢到底有什么区别？这些差别是何时进化演变的？

4.5 大脑皮层及其语言中枢的解剖结构

自 19 世纪以来就众所周知，绝大多数人大脑皮层左侧有两个相当大的区域与语言紧密相关。这两个脑区的损伤会导致失语症（Penfield and Roberts, 1959；Geschwind, 1972；Damasio and Geschwind, 1984）。名为韦尼克（Wernicke）的后语言中枢与言语的概念范畴有特定的联系。这一脑区损伤引起的失语症表现为丧失了对书面语和口语的理解能力。尽管病人仍能以正常的语速、节律和句法来说话，但所说的话缺乏语义，空洞无物，像是在胡言乱语。名为布罗卡（Broca）的前语言中枢位于前额叶第三个褶回的后部，该脑区的损伤会导致运动型失语症。尽管病人能领会口语，但无法流利地说话，说一句话得费九牛二虎之力。布罗卡脑区紧挨着控制发声肌肉的皮层区的前方，不过运动型失语症并不是由于发声肌肉麻痹引起的，而是由于发声肌肉使用紊乱所致。大脑右半球任何部位有损伤都不会导致严重的言语紊乱。大约 5% 人口的语言脑区偏侧优势颠倒过来，即韦尼克脑区和布罗卡脑区位于大脑右半球。

对婴幼儿脑损伤的研究表明，大脑两半球起初都参与言语功能(Basser，1962)。通常左半球在言语功能(包括言语解释和言语表达)上逐步占优势，可能由于其神经学上的先天优势。与此同时，右半球则在言语生成方面有所退化，仅保留了一定的言语理解功能。这个言语功能的单侧化过程通常在四五岁时已经完成(Kimura，1967)。言语功能的单侧化和手偏利之间存在一定的但并不完全的相关性。几乎所有右撇子都是左脑说话者。而左撇子则左右脑都有可能(Penfield and Jasper，1954)。

对人脑语言区的神经结构迄今并不知道是否具有与众不同的特征，只是对其可塑性有一些临床上的认识。比如，如果婴幼儿的韦尼克脑区被摘除，另一半球会取代其言语功能，尽管通常效果要差一些(Milner，1974)。列能伯格(Lenneberg，1967)曾预言，如果儿童在发育期前尚未使用其语言脑区，就会丧失他们学语言的能力。一位叫吉妮(Genie)的女孩曾和语言环境隔绝达13年多，她的不幸正好印证了这个预言。吉妮随后学说话时困难重重，而且她依靠右半脑学习语言功能，尽管她是个右撇子，按通常情况语言半脑应该是她的左半脑(Curtiss，1977)。

借治疗癫痫病人作开颅手术之际，彭菲尔德和罗伯茨(Penfield and Roberts，1959)对语言脑区进行了迄今最出色的研究。他们发现，对语言脑区加重复微弱刺激会抑制或干扰病人说话，不论自主说话还是复述都是如此。语言脑区是按其他脑损伤研究的结果来界定的，刺激只加在语言脑区上，不涉及其他脑区。各种测试实验都得出较一致的结果，而且改进了先前按失语症脑损伤定义的语言脑区分布图。图4.3描绘了由刺激实验发现的语言脑区。除大约5%的试验对象的语言中枢位于右半球外，对右半脑加刺激并不影响说话。

对两侧控制言语肌肉的运动脑区(图 3.5、图 3.6 和图 9.1，但在图 4.3里没有标出)加刺激会引起“运动”说话响应(发声)，但很容易和正常说话区别开来。 根据各种脑切除手术的后遗症，也得出了类似的语言脑区分布图。 跟按失语症脑损伤定义的语言脑区分布图不同，该分布图确认了顶部语言皮层的存在(图 4.3)，及其启动言语运动的特殊作用。 由于顶部语言皮层是辅助运动脑区(见图 8.3、图 8.4)的一部分，其功能作用和预期的相符。

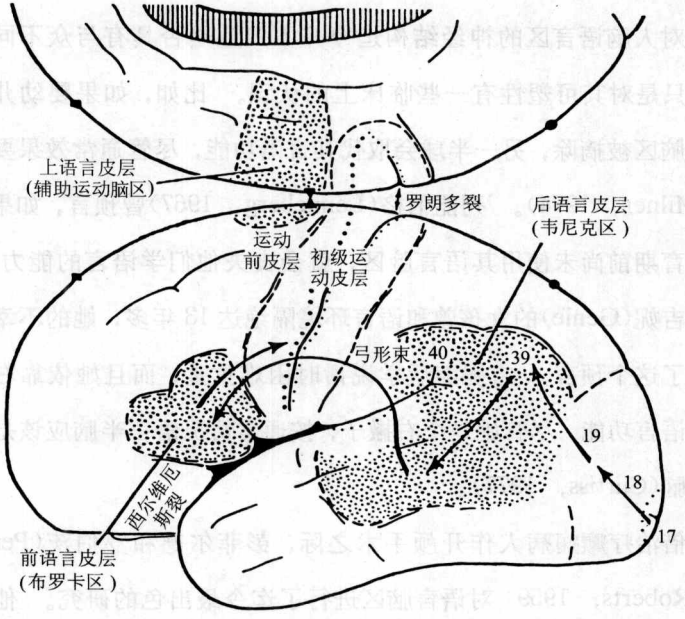


图 4.3　左半球和语言脑区(前额叶指向左边)。 左半球的正中切面以镜像显示在本图顶部。 位于前中央皮层的初级运动皮层在中央沟的前方，而且延伸到脑沟的摺回深处。 运动前皮层位于初级运动皮层的前方，而辅助运动脑区主要分布在脑半球的正中面。(改编自 Penfield and Roberts，1959。)

奥杰曼和克罗伊茨费尔特(Ojemann and Creutzfeldt，1987)回顾总结了对语言脑区的大量研究结果，包括生理学研究和有关失语症的临床研究。 对皮层受重复微弱刺激引发效应的研究已更加深入，更

加分门别类地考察对多种不同语言功能的影响，包括说出事物的名称、读短句、短时词语记忆和语音识别。这些语音功能呈马赛克拼图样分布于不同的语音脑区，同时对应于不同语音功能的脑区又有所重叠。皮层表面电极或深层植入电极记录到的电生理场电位也大致和皮层刺激实验的结果相吻合。如果能通过深层植入电极对单个神经元的活动作胞外记录，将对未来的研究意义重大。这样的实验目前还处于起始阶段，但已经记录到神经元对不同的语言特征有不同的发放模式。

我们对说话的大脑神经机制的认识还非常粗略。图 4.3 中以箭头标出的是控制诵读的神经通路。该通路先由视觉脑区(17 区、18 区、19 区)投射到 39 区(角回)。39 区脑损伤会导致诵读障碍(dyslexia)。下一步韦尼克脑区对读到的内容作语义解释，然后经弓形束(AF)投射到布罗卡脑区进一步处理变换为复杂的运动模式，以用来控制运动皮层的活动而完成发声操作。

这只是对极为复杂的神经机制所作的一个非常简化的描述，而且对语言脑区的神经机制我们还知之甚少。但语言脑区的解剖结构在布劳德曼看来已是足够明确突出。基于微妙复杂的组织学原理，布劳德曼于 1909 年勾画了一幅人脑分区图，将人脑划分为数十个不同的脑区(图 4.4)。根据彭菲尔德和罗伯茨(Penfield and Roberts, 1959)的定义，最广义的韦尼克脑区包括 39 区和 40 区、21 区和 22 区的后部以及 37 区的一部分，而布罗卡脑区则包括了 44 区和 45 区。

迄今仅有的与布劳德曼人脑分区图等同的类人猿脑分区图，是由布劳德曼的学生毛斯(Mauss, 1911)完成的(图 4.5 是其中猩猩的脑分区图)。图 4.4 中的大多数人类语言脑区在猩猩脑中并不存在。就韦尼克脑区而言，猩猩至多只有 21 区和 22 区的后部以及由西尔维

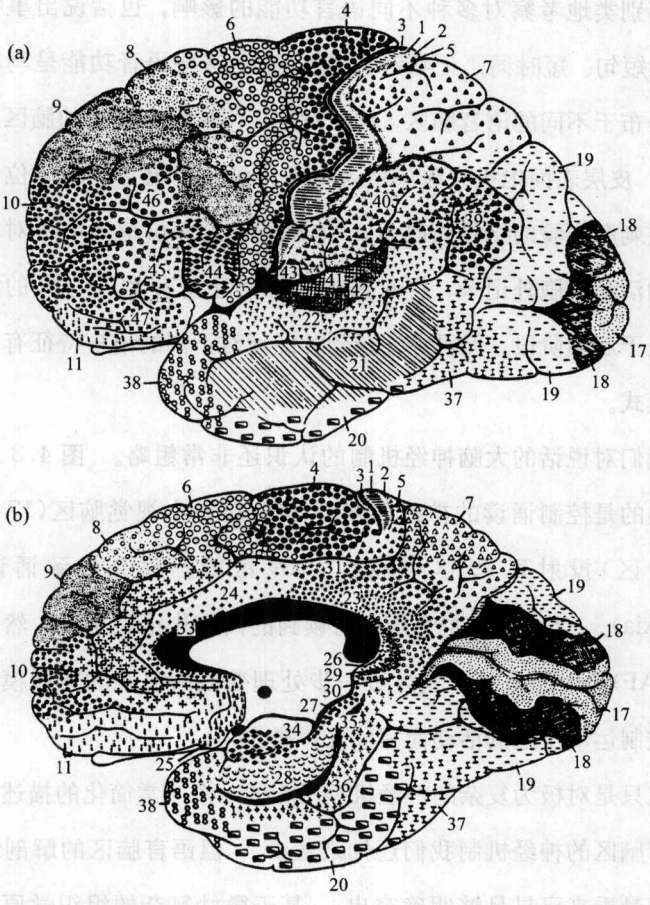


图 4.4　布劳德曼按细胞结构划分的人脑分区图。各脑区以不同的符号和数字标出。(a)左半球侧视图。(b)右半球正中视图。(Brodmann, 1909, 1912.)

厄斯裂露出一角的 40 区，而布罗卡脑区的 44 区和 45 区根本就不存在。可惜对图 3.1 所示的黑猩猩的大脑没有类似的分区图。但贝利、冯·博宁和麦卡洛克(Bailey, von Bonin and McCulloch, 1950)对此收集了所有的解剖学证据。他们发现黑猩猩脑可能具有相应于部分人类 39 区的脑区。对黑猩猩脑最好也能有类似于布劳德曼的脑分区图。如果黑猩猩脑分区图和图 4.5 中猩猩的脑分区图相似，对

黑猩猩没能学会人类语言的第3、第4层次(图4.1)就有了一个简单的解释：黑猩猩缺乏(即使有一部分)专门处理控制人类语言的脑区。

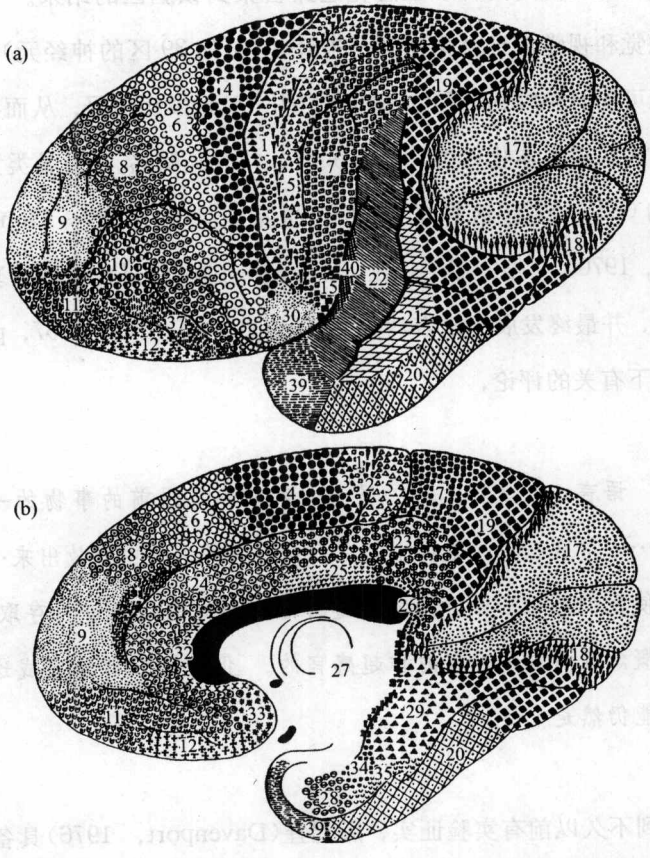


图4.5　以与图4.4相同惯例、按细胞结构划分的猩猩的脑分区图。(Mauss，1911.)

遗憾的是，我们对语言皮层神经解剖结构的细节(如图3.4所示)及其对造就语言皮层功能特性所起的作用所知甚微。前文提到，幼儿的右半脑也具有语言功能。如果幼儿左半脑的语言脑区受到破坏，其右半脑的语言功能会得以发育而取而代之。但随着年龄的增长，这种替代能力不复存在。我们至多可以说，右半球潜在语言区

所具备的部分可塑性萎缩退化了。

格施温德(Geschwind, 1965)提出，进化过程中，部分脑区获取了新的特殊功能是两种以上感觉通路会聚到该脑区的结果。比如，如果触觉和视觉信息会聚到同一神经元(正如39区的神经元)，这些神经元可能对感触到的和看到的事物的一致性发出信号，从而导致对该事物的客观实体化(objectivization)，并对其赋名。灵长类大脑的颞上沟(STS)就是这样的多感觉通路会集脑区之一(Jones and Powell, 1970)。格施温德提出，正是这一脑区经进化演变而具有赋名功能，并最终发展为语言功能。托伊贝尔(Teuber, 1967, p. 209)作了以下有关的评论，

> 语言……是在人的心里……表征不在眼前的事物的一种手段……语言在很大程度上将我们从感觉的束缚中解放出来……语言使我们能对汇合不同感觉通路信息形成的概念进行存取。这些概念因而是多感官的和超感官的。但大脑如何能完成这样的功能仍然是个谜。

直到不久以前有实验证实，黑猩猩(Davenport, 1976)具备跨感官识别的能力(即当看到先前在黑暗里触摸过的什物时能认出是同一什物，同样适用于先看后摸的情况)，而猴(Ettlinger and Blakemore, 1969)则没有这样的本领。但现有实验证实(Cowey and Weiskrantz, 1975; Jarvis and Ettlinger, 1977)，猴的跨感官识别能力和猩猩相当。当然相比而言，人类的跨感官识别能力要强许多，就是还不会说话的婴儿也已经表现出了这样的能力。多感觉通路汇集的STS区可能进化演变为韦尼克脑区的39区和40区，这仍然是一

个很有吸引力的提议。只可惜图 4.5 中猩猩狭小的 39 区和 40 区并不位于 STS 区内，而是位于西尔维厄斯裂内。

人脑的语言区在婴儿出生前已经形成，即个体发生过程已经为学习语言作好了准备，认识到这一点很重要。令人惊叹的是，语言脑区的个体发生不仅完全是按遗传密码完成的，而且准备充分的语言脑区能胜任学习任何人类语言。不同种族的儿童有同等的学习各种人类语言的能力，这一点已毫无疑问地得到了确证。乔姆斯基(Chomsky，1967，1968，1978)已采用这一事实来阐述他有关通用语法一般原理的思想。我想提出的是，语法的深层结构应该和大脑语言区的微观组织结构有相应一致关系。在这个意义上对上述事实可作如此理解：因为大脑皮层语言区的微观结构是按遗传指令在胚胎期就已生成，而语言的深层结构被编码在语言区的微观结构里，所以婴儿出生时已具备了语言深层结构的“知识”(Wada *et al.*，1975)。

4.6 听觉通路(Imig and Morel，1983)

迄今所知，从耳蜗感受神经到大脑皮层的听觉系统，经由高级灵长类到现代人的进化，没有什么改变(Brodal，1981)。

耳蜗具备一个高度专门化的传感机制：经一精美设计的共振机制，对复杂的声波模式作频谱分析，进而转变为神经元的脉冲发放并投射进入大脑。经过几重神经突触传递，编码信息传到位于颞上回(图 4.6)的初级听觉皮层 [赫西回(Heschl's gyrus)]。来自右侧耳蜗的神经冲动绝大部分投射到左侧的初级听觉皮层，左侧耳蜗的神经冲动则投射到右侧的初级听觉皮层。各声频在赫西回上呈线性分布，高频段在赫西回的正中侧，而低频段则位于外侧(Merzenich and Brugge，1973)。

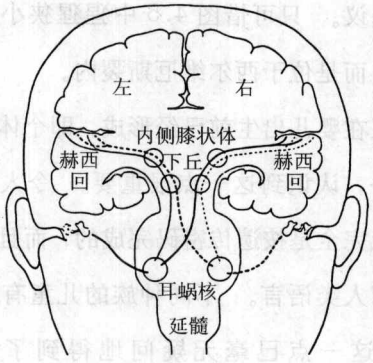


图 4.6　听觉神经通路示意图。两侧听觉神经到赫西回以交叉到对侧的投射占优势。

正如 4.5 节所述，95%情况下语言脑区位于左半球，左侧中级听觉皮层［图 4.7 所示颞平面］通常也相应地要大一些(Geschwind and Levitsky，1968；Damasio and Geschwind，1984)。赫西回和颞平面大致对应于图 4.4 所示 41 区和 42 区(Brodal，1981)。这两个脑区对滴答声刺激有短潜伏期电位响应，即使是麻醉条件下的病人也有响应(Celesia，1976)。

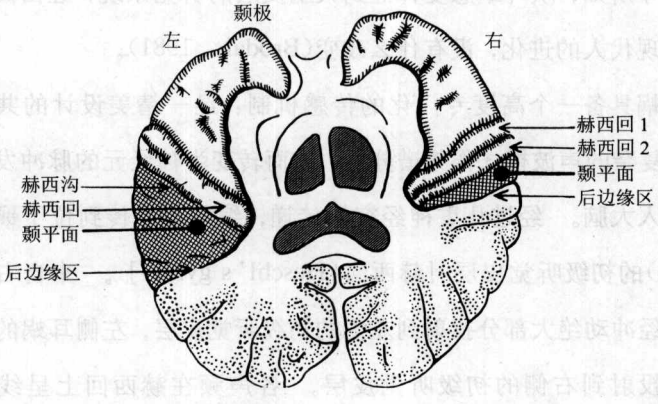


图 4.7　人类颞叶因语音功能而出现的不对称性和异常发达现象。后边缘区左侧较右侧更急剧地向后倾斜，而左侧赫西沟的前缘更急剧地向前倾斜。颞平面以阴影区标出。(引自 Geschwind and Levitsky，1968。)

对猴脑用递进退化实验作的解剖学研究表明(Jones and Powell, 1970)，41区和42区既投射到22区(颞上回)，也投射到前额叶的许多脑区(8a区、9区和10区)。相应地，人类清醒时，听觉刺激也会激发前额叶和顶叶(Celesia, *et al.*, 1968)。

对人类试验对象完成语言任务时其大脑皮层的区域性脑血流量(rCBF)和区域性脑新陈代谢率(rCMR)的研究，也证实了听觉信号投射到广泛的皮层脑区(Ingvar, 1983)。和瑟勒希亚等人(Celesia, *et al.*, 1968)的发现类似，这些实验里涉及的脑区大大超越了传统的布罗卡脑区—韦尼克脑区范围(图4.3)，包括了大部分的前额叶(6区、8区和9区)。顶叶的神经活动也比预想的要多得多。出乎意料是，右半球也有不少神经活动，但这可能是经胼胝体从左侧传递过来的。要知道，图4.3所示的语言脑区只是就基本语言功能而言的，是对听觉功能起关键作用的皮层区。对像概念性思考这样的高级语言功能，需要从这些脑区投射到更高级的皮层区。这方面的内容将在第9章论述。

4.7 言语的演进和脑的进化

就投射到初级和中级听觉皮层脑区的神经通路(图4.6)而言，迄今没有发现在从猴到猿再到人的进化演变中有什么变化。但高级皮层区则发生了巨大的变化。类人猿不具备对应于人类布罗卡前语言区的脑区(图4.5)。更重要的是，位于人类硕大下顶叶的角回(39区)和上缘回(40区)，在猩猩(图4.5)和长臂猿脑中至多只是勉强可见，而在黑猩猩脑中也可能只是一个很小的区域。

弗莱克西希(Flechsig, 1920)有一个极为重要的发现：39区和40区的神经元是大脑皮层表面所有脑区里最晚髓鞘化的(图4.8、图4.9)。这两个脑区的髓鞘化延迟到出生后和树突生长后才发生，

而且神经细胞的成熟化要到童年晚期才完成。这些发现表明，39区和40区是新近种系发生的新皮层区(Geschwind，1965；Tobias，1983)。这一结论也和这两个脑区在猩猩脑里几乎不存在的事实(图4.5)相吻合。将人脑和猿脑相比较可发现，39区和40区的新近发生以强有力的进化“压力”将视觉脑区推向脑的后部。

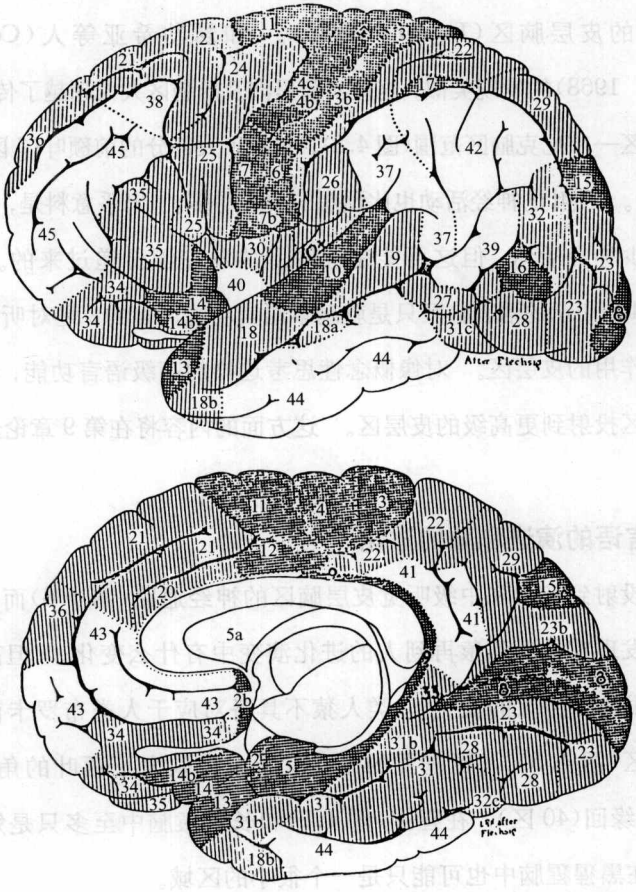


图4.8　大脑皮层的髓鞘发生图。按弗莱克西希(Flechsig，1920)重新绘制并略作修正。以交叉平行线标出的阴影区代表原生区；以平行线标出的阴影区代表中生区；空白区代表晚生区。数字表示髓鞘化过程的先后次序：原生区在出生时已完成髓鞘化；中生区则在出生后一个月；晚生区比前二者要晚。(引自 Bailey and von Bonin，1951。)

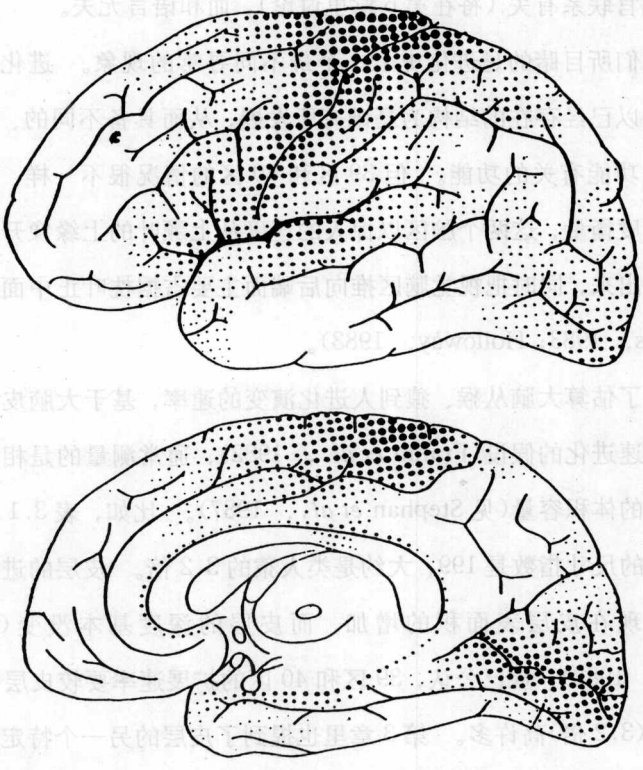


图 4.9　出生才 19 天的婴儿的大脑皮层髓鞘化分布图(髓鞘化程度以圆点的大小表示)。(引自 C. and O. Vogt。)

这种种系发生过程的多重阶段在人猿进化过程中清晰可见。对每一个主要阶段现在都有完好的颅腔铸模标本。托拜厄斯(Tobias, 1983, 1987)发现南方古猿的脑和现代类人猿的脑相比进展甚微，只是“未来”布罗卡脑区所在的下前叶变得稍稍“饱满”了一些。而脑容量大了许多的能人脑，不仅下前叶明显“饱满”许多，而且下顶叶也是如此，这表明 39 区和 40 区的种系发生已经开始了(Tobias, 1983, 1987; Holloway, 1983)。直立人的公认的前后语言区都有进一步的发展，而尼安德特人的则可能完全发展到了现代人的水平。此外，上顶叶也有同步的发展，但该脑区(布劳德曼 7 区)和触觉—视

觉跨感官联系有关（将在第 6 章里讨论），而和语言无关。

我们所目睹的是进化史上一个最不同寻常的现象。进化演变通常只是以已经存在的结构为基础有所发展，从而具备不同的、但多半和原先功能有关的功能。但 39 区和 40 区的情况很不一样：以进化时间尺度衡量，这两个脑区以惊人的速度从上颞叶的上缘像开花那样生长了出来，同时把视觉脑区推向后端而主要占据枕叶正中面的位置（Tobias，1983；Holloway，1983）。

为了估算大脑从猴、猿到人进化演变的速率，基于大脑皮层各区大致同速进化的假设（Frahm *et al.*，1982），通常测量的是相当大的脑分区的体积容量（见 Stephan *et al.*，1987）。比如，表 3.1 中人类新皮层的尺寸指数是 199，大约是类人猿的 3.2 倍。皮层的进化扩展主要表现在皮层表面积的增加，而皮层的深度基本没变（Frahm *et al.*，1982）。现已公认，39 区和 40 区的扩展速率要较皮层平均扩展速率（3.2 倍）高许多。第 3 章里也提到了皮层的另一个特定扩展：运动前皮层和运动皮层尺寸指数之比有很大增长，人脑比猴脑要大好几倍。与布罗卡前语言皮层（图 4.3）对应的布劳德曼 44 区和 45 区（图 4.4）也有很大的增长，这两个脑区在类人猿脑（图 4.5）中并不存在。当然对此有必要作进一步的研究。

格施温德（Geschwind，1965）指出，39 区和 40 区是人脑进化中仅有的全新结构。他提出，39 区（角回）对语言有特定功能，是由于该脑区位于视觉和触觉信息交会处而专门涉及这两种信息的相关性。39 区从而特别适合对经视觉和触觉通路感受到的事物做识别和赋名。也就是说，39 区涉及描述功能，也就是图 4.1 所示第 3 层次的语言。正如可预期的，39 区的损伤会导致难语症或失读失写症（Damasio and Geschwind，1984）。

对人脑两半球解剖不对称性已有不少的研究(见 Damasio and Geschwind, 1984；本书第 9 章)，但如果将其结果应用于猿人(比如能人)的颅腔铸模仍相当有争议。 认为能人西尔维厄斯裂或枕极的不对称性是能人说话能力的表征，可能令人怀疑。 而能人左右两侧下顶叶的扩展饱满可能是更令人信服的表征(Tobias, 1987)。

小头畸形侏儒的不幸为大脑皮层各区域的独特功能提供了另一个例证(Holloway, 1968；Passingham and Ettlinger, 1974)。 尽管他们的脑和类人猿的差不多大，但他们的所作所为完全体现人类特征。他们能掌握人类语言，尽管只有几百来字的词汇量。 他们能从事一些简易职业。 和大猩猩相比，他们的脑要来得小，然而肯定包含了有限的但专用于人类语言(图 4.1)的脑区。 实际上由于他们矮小的身材，其脑的大脑化指数仍高于大猩猩的脑(3.1 节)。

4.8 言语发声机制的进化

本书第 4.4 节曾提到，利伯曼(Lieberman, 1975)认为类人猿发声器官的缺陷妨碍了它们学说话的能力。 如图 4.10 所示，喉部在从猴、猿到人的进化演变中逐渐打开了一条“声道”，使得空气能同时经鼻腔和口腔进出。 类人猿已具备鼻咽 (nasopharynx，图 4.10b)，而到现代人身上又有了进一步的发展(图 4.10c 和图 4.10d)。正如托拜厄斯(Tobias, 1983, p.129)所说，

> 重要的是，类人猿已具备了这些发声所需的形态学先决条件：鼻咽、能让气流进出口腔的解剖结构和喉部。 可以想象，这些解剖特征在南方古猿身上也同样存在，而在随后的能人及其他原始人进化链上的猿人身上应该和现代人越来越相像。

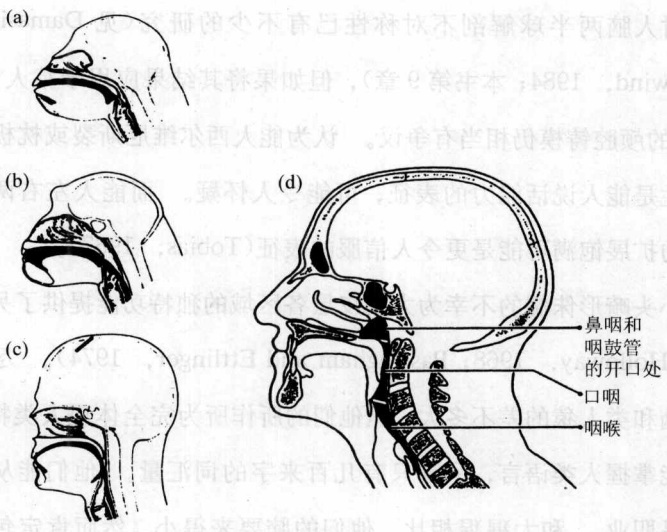


图 4.10　上呼吸道(点状阴影区)和上食道(空白区)形态学阶段示意图显示：鼻咽的出现，悬雍垂和会厌的分离，以及喉部的“降生”。类人猿和现代人逐渐打开了一条“声道”。(a)猴；(b)黑猩猩；(c)人；(d)现代人头部正中矢状切面图。咽喉的三个部分清晰可见。(Tobias，1983.)

如果黑猩猩的发声器官的确足够发达到至少能拙劣地发出语音(音素)，那么它们连这一点也没能做到的原因只能是由于其大脑的无能了。人类婴儿和黑猩猩婴儿之间的巨大差异就是一个很好的例证。帕保谢等人(Papoušek *et al.*，1985)的研究表明，人类婴儿不停地咿呀学语，不断地改进语音音素的发音。帕保谢等人将人类婴儿独处时所发的声音大量系统地记录在磁带上。看来人类婴儿有一个自动学习规程，他们每天会练习几个小时，逐步改善语音音素的发音。这样练习的结果是，他们先是能说简单的字词，而后最终能说多音节字词和句子。相比之下，黑猩猩婴儿则默不作声。它们的大脑器官并没有驱使它们去做发声练习，这一点为弗内斯、海斯和凯洛格实验的失败所证实(4.4 节)。

列能伯格(Lenneberg，1969)对先天聋哑双亲的幼儿的“听力”

作过最有意思的观察。这样的幼儿从没听到过他们父母说过话，而他们自己的发声也不会给他们带来自己想要的东西。然而，他们和其他婴儿一样在正常的时间开始说话，其语言能力也有正常的发展。推测这可能是因为由和外界社会的偶然接触来引导其语言学习已是足够的了。基于这个和其他的一些观察，列能伯格得出结论(Lenneberg，1969，p.637)，

> 语言能力有它自己的自然发展历程。只要环境能提供最低限度的刺激和机会，婴儿就会利用他的语言能力。婴儿使用语言的机会场合可能会受到其生活环境的限制，但其潜在的语言能力则不是那么容易受到限制的。

就原始人类的语言进化，托拜厄斯(Tobias，1986)得出结论认为，能人能发几种语音音素，这比南方古猿要来得多，但比直立人和智人要来得少。

> 能人既具有说话的神经基础又具备说话的解剖结构，即使其结构和功能的综合水平大概还达不到现代人的进化高度。(Tobias，1986，p.757)

4.9 语言和适者生存

根据位于南非的5处化石遗址和位于东非的10处化石遗址，在纤细型南方古猿长达200多万年的存活期(图2.5)内，其人口看来没有多大增长。迄今出土的化石共有几百具。南方古猿漫长的存活期跨越了10万代人以上。如果古猿变为化石的概率是1/1 000 000

(Leakey and Lewin, 1977)，任何时段的古猿人口估计也就在几千人左右。南方古猿的所有种类事实上在100万年前已完全灭绝(图2.5)。

早期原始人大胆的二足陆地行走的冒险之举，使他们放弃了树栖生活相对的安全性，而换来的是陆地生活广阔天地的无限生机。考虑到食肉动物的威胁，尤其是对婴幼儿的威胁，这是一个相当危险的选择。但同时给了他们建立栖息场所的机会，利用洞穴或以树木和其他植被为屏障的固定地点来分享食物和作为夜间庇护所。发展一套交流讯息的语言便会成为亟待解决的问题。托拜厄斯(Tobias, 1983, 1987)认为能人是使用口语的先驱者，证据是能人颅腔铸模已显示前后语音脑区的存在。如此重大的进化发展肯定最先起始于一些原始语音的通报发布，而这又是源于按遗传密码构筑的脑，从而提高了原始人的生存概率。这可能被看作是进化渐进主义的一个佐证。甚至有证据表明(Tobias, 1983, 1987)，南方古猿的下前额叶(布罗卡脑区)已经有所发展。其出色的步行本领(图3.11，能完全踏着先行者的脚印来走)表明其大脑功能在各方面都超越了类人猿。我推测南方古猿已开始运用第3层次的语言(图4.1)。随后的种系分支发生过程伴随极大的遗传基因变化，导致能人的起源。能人是我们所属的人属(*Homo*)这一新物种的最早的成员(图2.5)。能人的脑尺寸增长了40%，更重要的是前后语言脑区的显现(Tobias, 1983; Holloway, 1983)。

托拜厄斯(Tobias, 1983, 1987)对能人的语言能力作了令人信服的论证。由于纤细型南方古猿小得多的脑尺寸，托拜厄斯并不认为他们具备哪怕是相当初级的、我在上文中推测的人类语言能力。尽管能人可能具有相当强的语言能力，其人口看来并没有增长多少，也没有证据表明能人曾迁徙到其他遥远的地域。原始人类的大迁徙

是再经过几十万年进化到直立人以后才发生的。直立人作为人类的新种属，其遗传基因有了极大的进步，其脑容量(图 2.5、图 2.6 和图 2.13)和语言脑区有了很大的增长。

即使是相当原始简陋的语言也应该能用作描述性用途，因此属于图 4.1 中第 3 层次的语言。原始语言可用来描述采集植物食物和打猎的地点以及食肉动物的位置和动向。语言和相应的行动一起，可帮助培养部落和核心家庭里的社会凝聚力和关照心(第 2、第 5 章)。语言的运用确保了原始人类进化的有限渐进的成功。这些进化成就随着每一步进化发展而逐渐积累起来，直至现代人毫无疑问地成为地球的主宰物种。语言对文化的卓越作用将在最后几章(第 8、第 9、第 10 章)讨论思维和自我意识时论及。

第 5 章　大脑边缘系统：生殖系统和情绪系统的进化

边缘系统是对一个神经中枢以及通讯回路集群的总称。这个系统位于大脑皮层的底部，从大脑正中剖面的正中面可以看见它的一部分结构(图 4.4、图 5.1)。本章的命题是，边缘系统对猿人的进化生存和最终进化成功起了关键的作用。读者不需要有详尽的解剖学知识就能理解我们在这里讲述的进化理论。对详尽解剖结构感兴趣的读者可以参考布罗达尔(Brodal，1981)和艾萨克森(Isaacson，1974)的著作。

5.1　解剖结构

图 5.2a 中，杏仁核(A)这个核团集群是活动的中心。这个核团的形状像杏仁核，因此得名。杏仁核位于颞叶底部的内侧，在 34 区的下面(图 4.4)。如图中箭头所指，杏仁核不仅直接投射到下丘脑，而且间接地通过终纹(stria terminals)再投射到下丘脑。下丘脑(H)位于用竖直线标出的区域。我们将不细述下丘脑的亚核团。布罗达

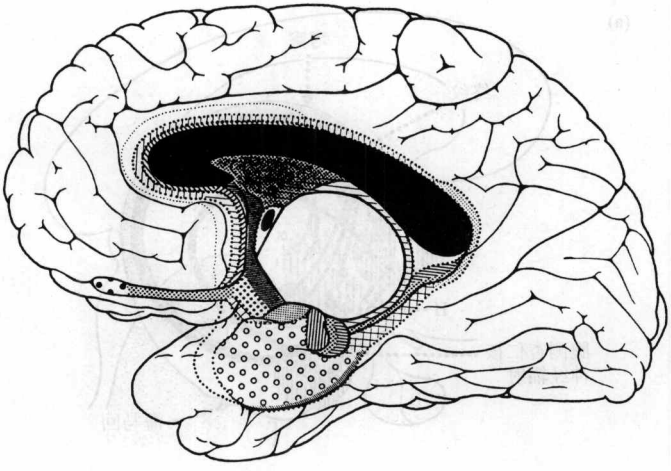


图 5.1　边缘系统皮层结构及其各脑区的正中剖面半脑视图。胼胝体和前连合(黑色区域)；嗅球通过嗅神经束与梨状皮层联接；海马回(以空心圆点标注的区域)接收来自穹窿(见图 5.2a)的输入。(Stephan，1975.)

尔(Brodal，1981)提出将杏仁核进一步分为表层正中部和外侧基底部。这一划分很有意义，因为这和大多数对该脑区刺激效应和脑损伤的研究相符。图中也标出了从杏仁核到中隔核的神经通路。图 5.2a没有标出从嗅球直接或经梨状皮层间接地传到杏仁核的神经输入(图 5.3)，以及从丘脑各核团和其他皮层区传到杏仁核的神经输入(见图 5.3)。

图 5.2b 中，中隔核(S)是活动的中心。尤其重要的是双向连接被盖和下丘脑的前脑内侧束(MFB)。另一从中隔核下传的神经通路经髓纹抵达缰，再传到被盖和脚间核。因此，中隔核和脑干有良好的神经通讯，有引发躯体响应的潜能。图 5.2a 和图 5.2b 中，下丘脑处于不引人注目的位置。然而，下丘脑对情绪表达和性反应都极为关键，被恰当地称为控制心血管和内脏的自主系统的首领神经节。下丘脑也同时控制脑垂体腺的分泌，后者作为化学信使的作用遍及全身。

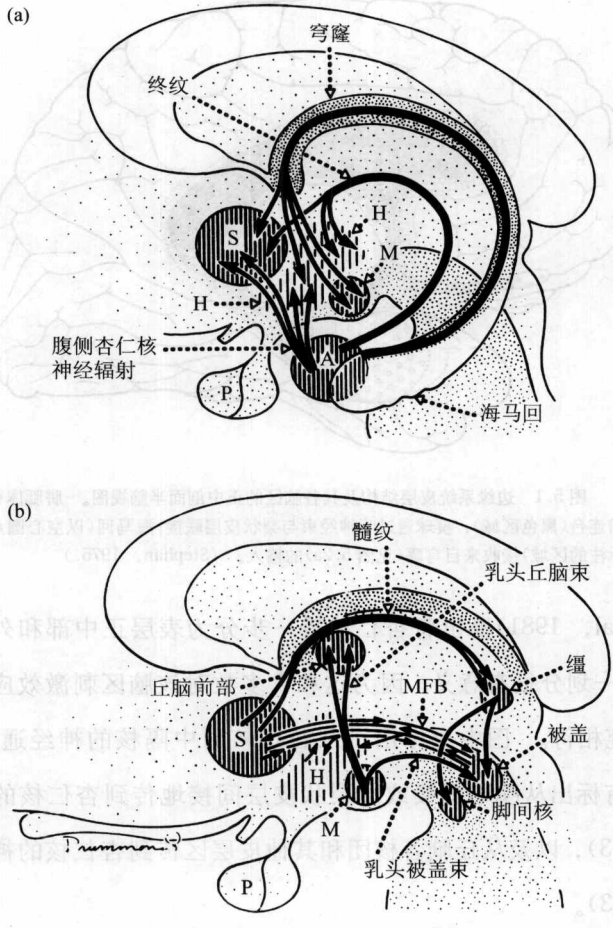


图 5.2 (a)、(b)边缘系统和脑干之间的部分解剖联接。(H = 下丘脑；S = 中隔区；M = 乳头体；A = 杏仁核；P = 脑垂体；MFB = 前脑内侧束。)图(b)所示的矢状剖面接近于左右脑中线；图(a)所示的离开脑中线些许的斜剖面同时包括了杏仁核和中隔核。(McGeer *et al.*, 1987.)

人们曾经错误地认为，人类中隔核萎缩衰退了。低等哺乳动物中隔区，在人脑里为分隔侧脑室的、不含神经细胞的一层薄膜——中隔膜——所取代。但经过严格的比较学研究，安迪和斯蒂芬(Andy and Stephan, 1968)揭示，人类的中隔核向腹侧迁移而形成“中隔疣”。人类的中隔核事实上相当发达，其尺寸指数是 5.45，要比猴

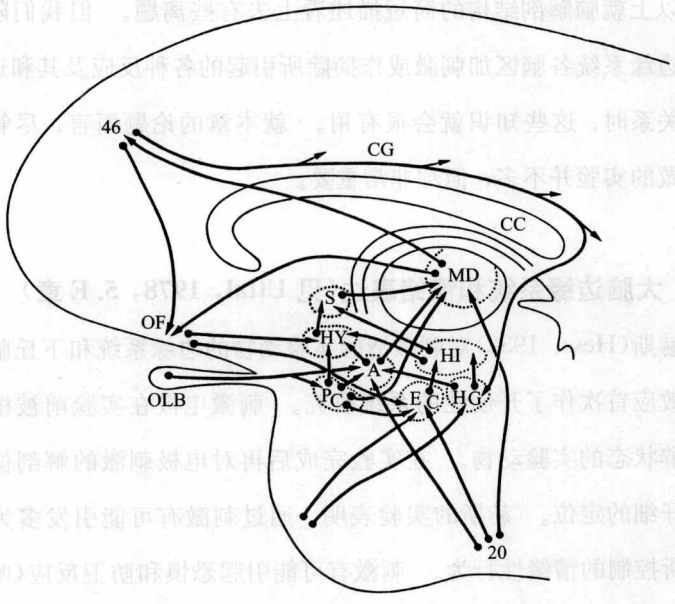


图 5.3　大脑右半球正中面示意图，标明新皮层和背中部丘脑(MD)以及边缘系统之间的联接。(OF = 前额皮层眶额叶区；HI = 海马回；S = 中隔核；CC = 胼胝体；EC = 嗅内皮层；A = 杏仁核；CG = 扣带回；OLB = 嗅球；PC = 梨状皮质；HG = 海马旁回；HY = 下丘脑。) 46 和 20 是指布劳德曼 46 区和 20 区。

和类人猿的 2.09 和 2.16 大两倍多(表 3.1)。尺寸指数是按和同等体重无尾猴的尺寸之比来计算的。

图 5.2 和图 5.3 也包括了其他几条主要神经通路。穹窿(图 5.2a)是一包括上百万条神经纤维的巨大神经束。也是海马回的主要传出通路，在胼胝体下绕行一周而抵达中隔核(S)、下丘脑(H)和乳头体(M)。图 5.2b 中，乳头体投射到丘脑前部，后者又有大量的神经投射到扣带回和新皮层(图中没有标出)。图 5.3 也显示从中隔核和杏仁核到背中部丘脑(MD)的神经通路以及后者到新皮层尤其是前额叶的投射。图 5.3 中还有几条从不同的新皮层脑区到边缘系统的神经通路。这些通路大概对新皮层和涉及情绪的酝酿、表达的边缘系统之间的双向信息交流起重要作用。

以上就脑解剖结构的简短描述看上去有些离题。但我们随后讨论对边缘系统各脑区加刺激或作摘除所引起的各种反应及其和这些效应的关系时，这些知识就会很有用。就本章的论题而言，尽管在人身上做的实验并不多，但却非常重要。

5.2 大脑边缘系统和情绪表达(见 Uttal，1978，5.E 章)

赫斯(Hess，1932)对刺激清醒实验动物的边缘系统和下丘脑而引起的效应首次作了开创性的系统研究。刺激电极在实验前被植入处于麻醉状态的实验动物。在实验完成后再对电极刺激的解剖位置作极为仔细的定位。赫斯的实验表明，通过刺激有可能引发多为自主系统所控制的情绪性行为。刺激有可能引起恐惧和防卫反应(咆哮、发出嘶嘶声、毛发耸立)，或不管有无需求地吃喝、呕吐、排便、排尿和性欲亢进。从那时起，通过对边缘系统和下丘脑加刺激或作摘除所引起的反应已有了大量的研究。但所得到的结果则常常不一致。这大多是因为这些区域是脑最复杂的部分，各种不同的核团密集地挤在一起，而又通常导致不同的甚至相反的行动后果。

使用长期植入电极的技术，奥尔兹和米尔纳(Olds and Milner，1954)开辟了研究情绪的新途径。如果植入于实验鼠脑中的电极能释放刺激到中隔核和前脑内侧束(见图 5.2b)，同时让实验鼠能通过按键来刺激自己，结果导致高达每小时 7000 次自我刺激的疯狂行径！即使行为主义者也必须承认，他们所面对的是一种由对愉快中枢刺激引起的行为响应。艾萨克森(Isaacson，1974，p.104)指出，和相当局限的各种刺激—响应行为理论相反，“生物体的体验应该成为描述或解释其行为的因素之一。对研究行为的神经基础的科学家来说，愉快和痛楚已再次成为正统合法的术语”。

对动物实验的解释已经改变了学术界对这个问题的看法，我们马上要提到的对人类试验对象的实验更是极大地促进了这种改变。实验鼠为作自我刺激可以放弃饮食或性交，为接触到刺激装置可以不顾爪刺激带来的疼痛，这些行为都是相当不寻常的。对边缘系统和下丘脑的其他区域加刺激所引起的反应没有像中隔核—内侧纵束区域那么剧烈。对其他区域加刺激可引起厌恶响应，从而可用来促使实验动物学作回避性操作。比如对猫的杏仁核加刺激大多会引起厌恶反应，但对杏仁核内另一区域加刺激又会抑制攻击性行为。

摘除双侧中隔核一般会导致和愉悦刺激相反的反应：烦躁和好斗行为。摘除双侧杏仁核后，实验动物变得驯服和性欲亢进(而且通常类型奇特)。克莱蒙特和蔡斯(Clemente and Chase，1973)详尽地总结了对涉及动物好斗行为的边缘系统和下丘脑结构的研究。看来边缘系统对下丘脑的活动起调制作用，杏仁核和中隔核能分别促进和抑制好斗行为。

在罕见的情况下，患边缘系统紊乱的病人为研究刺激和摘除对人的影响提供了宝贵的机会。令人满意的是，人类实验结果和动物实验有良好的对应关系。

德尔加多(Delgado，1969，p.137)曾报告了一例杏仁核紊乱病例，患者是一位20岁少女，在她18个月大的时候曾患脑炎。

> 她主要的问题是不可预见的、频繁的狂暴盛怒。该病人被送进了犯罪性精神错乱住院部，电极被植入了她的杏仁核和海马回，用来探测可能存在的神经异常……结果发现两处都有明显的电位异常……对病人右侧杏仁核加刺激会引发与其自发狂暴类似的好斗行为。她扔掉她的吉他，盛怒异常，撞击墙壁，在屋里

踱步几分钟后才逐渐安静下来，恢复她平常欢快的行为。这一发现对指导当地随后的治疗有非常重要的临床意义。

还有一些类似的病例也有报道。马克和欧文(Mark and Erwin, 1970)对两位患颞叶癫痫发作并伴有不可自控的狂暴的病人的杏仁核加刺激的效应作了研究。对正中部杏仁核加刺激会引起不可自控的狂暴，但对外侧杏仁核加刺激则引发愉悦的感觉：兴高采烈、飘飘然、温馨的感觉。切除病人的杏仁核后病症有所缓解。

希思(Heath, 1954, 1963)曾报道，大量精神分裂症患者通过植入在中隔核的电极加刺激会引发带性快感含义的愉快感觉，有些病人因此而像奥尔兹的实验鼠那样作自我刺激！德尔加多(Delgado, 1969)报道了三例心理运动［精神作用对运动神经(肌)产生影响］癫痫病例。通过植入在杏仁核(大概位于外侧部)的电极加刺激会引发愉悦的感觉并伴随过分友善的行为。

麦克莱恩(MacLean, 1966)描述了对猴的边缘系统加刺激可引发性行为。对此特别有效的区域包括：前脑内侧束(MFB)、外侧下丘脑(H)和中隔核(S)(见图 5.2)；以及背中部丘脑(MD)、扣带回(CG)和前额皮层眶额叶区(OF)(见图 5.3)。

总而言之，借用麦克莱恩(MacLean, 1966, 1970, 1982)的简化假说，边缘系统有两个主要部分，分别对应于愉快和不愉快的效应。中隔核、前脑内侧束和下丘脑(见图 5.2b)负责产生通常带性快感含义的愉悦情感以及相关的情绪。杏仁核(正中区)及其部分经终纹的神经投射则产生厌恶的感觉。杏仁核兴奋过度会导致灾难性后果，病人会被认定是危险的、甚至有杀人行凶可能的罪犯。

至此我们的注意力集中在对边缘系统以及相关结构产生情感机制

的研究，但必须认识到情感是一种意识体验(MacLean，1970)。与二元身心交互作用论的假说(第8章)相一致，这些情感的产生和新皮层各脑区特定的时空活动模式相联系。比如，图8.5和图9.5中情感属于内在感觉(Inner Sense)，特定脑区的神经活动使之表达为情绪。因此边缘系统和新皮层之间的神经通路是实现情感和情绪的意识体验的关键环节。图5.3勾画了一部分这样的神经通路。丘脑背中部(MD)核团是其关键结构，它接受来自杏仁核和中隔核的神经传入，又非常广泛地传出并投射到新皮层，尤其是投射到几乎整个前额叶(图5.3中的46，OF)。丘脑前部(图5.2b)因投射到扣带回(图5.3中的CG)，并从那里广泛地投射到新皮层，也起相当重要的作用。

5.3 大脑边缘系统和下丘脑的药理学

5-羟色胺、各种儿茶酚胺、去甲肾上腺素以及多巴胺等神经递质影响边缘系统和下丘脑的活动，从而也参与了对行为的调节。有充分的证据表明，这些胺类化合物对调节各种情绪和行为状态起重要的作用(Kety，1970，1972)。去甲肾上腺素和多巴胺似乎专门涉及唤醒、好斗、自我刺激和摄食，而5-羟色胺则导致松弛和睡眠(Eccles，1980，第6章)。凯蒂(Kety，1972，p.120)总结道，

> 企图以一种或多种生物胺的活性来解释某种特定的情绪状态看来是徒劳的。更有可能的是，这些生物胺在确定情绪状态的复杂神经网络的关键节点上分别地或协同地起作用。尽管这种互动作用可能表现在各种情感的某些共同特征和基本性质上，每一种情绪状态的独特特征则可能是由表达统觉(apperception)和认知要素的其他相关神经网络基于个人的经验衍生出来的。

许多药剂的作用都与这些神经递质有关。比如，LSD(lysergic acid diethylamide，一种迷幻药，称为摇脚丸)引起幻觉的作用看来和5-羟色胺受体有关。利血平(reserpine)作为有效抗精神病药的镇静作用和多巴胺的耗竭有关。对有关边缘系统和神经递质的药理学细节感兴趣的读者可参考麦克基尔等人的著作(McGeer *et al.*，1987，第15章)。

对边缘系统而言，多肽递质(peptide transmitters)起到比生物胺更为重要的作用(McGeer *et al.*，1987，第12章)。在边缘系统里，多肽大量集聚在下丘脑。杏仁核也含非常丰富的多肽，而且其各亚核团中也含种类多样的多肽类神经递质(Roberts *et al.*，1982)。含多肽的神经通路从杏仁核经过终纹传到下丘脑(参见图5.2a)。中隔核(图5.2)和布罗卡脑区斜纹带的核团也都含丰富的多肽。

注射的阿片样麻醉剂会积聚在杏仁核及其相关核团和下丘脑。雌激素(雌二醇)也汇集附着在下丘脑和杏仁核(见图5.7)。这些递质、生物胺和多肽对边缘系统各部位的生理作用还有待进一步的鉴别证实。

应该认识到，阿片样物质附着在边缘系统的位置常和吸毒成瘾有关。前面已经提到，对中隔核、内侧纵束和杏仁核外侧部施加电刺激会引起带性快感含义的愉悦感。结果，实验鼠因植入电极而导致的自我刺激渐渐成瘾，同样这种自我刺激成瘾的现象在人身上也被观察到。愉快和情欲的感觉公认是正常的快乐生活体验，是非常令人向往的感觉。边缘系统的阿片样受体也是脑啡肽作用部位，而后者在神经系统里起自发性解痛作用(Hökfelt *et al.*，1977；Eccles，1984)。

遗憾的是，所有这些让人产生生理和心理快感的受体位点，使人

上瘾的毒品也很容易附着上去。由此引发的神经反应会产生无法抗拒的愉悦体验，以致吸毒者完全不能自拔。人类进化史研究公认，多数现存的种族都发现了某种植物含有能导致愉快体验的物质，从而也就有上瘾的危险。相反的是，非人灵长类在它们的自然栖息地对吸毒上瘾看来还是“天真无知”的。下一节将展示，边缘系统各“愉快性”核团的尺寸指数随进化有渐进增长，但好斗性核团则没有增长那么多。

5.4 灵长类边缘系统各核团尺寸指数在进化中的变化

人猿进化的历程，可从对包括人在内的现存灵长类动物边缘系统各核团尺寸研究中有所洞察。表 3.1 列出了边缘系统某些核团的尺寸指数(Stephan *et al.*, 1988)。尽管没有像大脑新皮层那样急剧增长，边缘系统的某些区域及其相关的其他脑区还是有可观的变化。比如，和类人猿海马回的尺寸指数 2.99 相比，人类的尺寸指数上升到了 4.87，而且负责认知记忆的最高等的部分 CA_1(见图 7.4a，第 7 章)皮质增长更快(6.5)(Stephan, 1983)。和海马回联系紧密的裂脑(包括鼻内侧及鼻外侧皮层和脑下脚)的尺寸指数的增长如预期的那样，与海马回的增长同步，类人猿裂脑的尺寸指数为 2.38，而人类的则上升到了 4.43。

人类中隔核的尺寸指数有很大增长(5.45)。相反，嗅球的尺寸指数则不断减小，从原猴类哺乳动物的 0.52 降到类人猿的 0.06 再降到人类的 0.03。嗅皮层的指数也降低了，类人猿是 0.31，而人类则是 0.3。显然，相对于较低级的哺乳动物而言，嗅觉随着进化演变而有所消退。

边缘系统的重要组成部分——杏仁核的两个亚核团(Stephan and

Andy，1977)——有明显不同的变化(如表 5.1 所示，Stephan *et al.*，1988)。食虫类哺乳动物杏仁核的正中内侧部和皮层—基底外侧部的体积大致相同，但随着进化，前者逐步递减到只占杏仁核体积的 24.7%，后者则上升到占 75.3%。布罗达尔(Brodal，1981，图 10.5)报告的结果表明，杏仁核基底外侧部的体积随进化递进增长，而正中内侧部则保持相对较小的体积。因此，正中内侧部的尺寸指数在从猿到人的进化过程中保持在较低的水平：非人类的猿猴是 1.30，人类是2.25；而皮层—基底外侧部则有相当大的增长：非人类的猿猴是 3.05，人类是 6.02。再考虑到人类中隔核的尺寸指数增长到 5.43(表 5.1)的事实，可以得出这样的结论：从猿到人的进化过程倾向于加强和愉快感受有关的核团(杏仁核的皮层—基底外侧部和中隔核)，而与好斗和激怒有关的核团(杏仁核的正中内侧部)则相对发育不全。

表 5.1　杏仁核和中隔核的进化(以无尾猾的尺寸指数为基准)

	正中内侧部		皮层—基底外侧部		中隔核
	占杏仁核总体积百分数	尺寸指数	占杏仁核总体积百分数	尺寸指数	尺寸指数
无尾猾平均值($N=4$)	46.8	1.00	53.2	1.00	1.00
食虫类哺乳动物平均值($N=50$)	46.8	1.08	53.2	1.13	1.22
原猴类哺乳动物平均值($N=18$)	31.1	1.16	68.9	2.23	1.91
猴平均值($N=23$)	26.5	1.30	73.5	3.05	2.09
长臂猿	23.4	1.20	76.6	3.24	2.46
大猩猩	26.4	0.88	73.6	1.94	2.16
黑猩猩	27.4	1.11	72.6	2.28	1.87
类人猿平均值($N=3$)	25.7	1.06	74.3	2.49	2.16
人($N=1$)	24.7	2.52	75.3	6.02	5.45

N = 亚种数目

(引自与斯蒂芬等人的私人通信，1988。)

对源于杏仁核和中隔核的神经通路的错综复杂有许多争议(Brodal，1981)，因已超出本书的讨论范围，在此不再多费笔墨。图 5.2 和图 5.3 标出了其中的一部分，但作了极度简化。值得注意

的是，对扣带回(图 5.3 中的 CG)加刺激或切除会引起与上述对杏仁核和中隔核加刺激或切除相应的多种多样的情绪体验。可以设想，扣带回起着从杏仁核和中隔核到前额和眶额叶皮层(图 5.3 标出其中一部分)中介站的作用。

5.5 人猿进化过程中大脑增大的后果

古尔德(Gould, 1977)曾就出生前后大脑的发育提出了一个问题，指出灵长类中唯有人类婴儿出生时的脑要小于成年后的脑。这一点在脑重—体重双对数图里(图 5.4)清楚可见。古尔德因此问了这样一个发人深省的问题："我们人类的婴儿是否都是早产儿？"托拜厄斯(Tobias, 1981b)从妇产科的角度论证了从猿到人分娩日期不断提早的必然性。他指出，为了跟上大脑尺寸的进化增长，胎儿必须早产以保证其脑壳相对于经产妇骨盆的产道而言不至于太大。表 5.2列出了猿和人在出生时及成年后的大脑尺寸。假设用现代类人猿

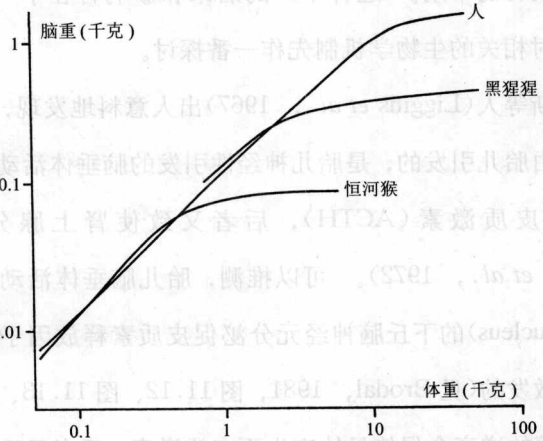


图 5.4 几种哺乳动物个体发育的脑—体曲线。三种灵长类动物有相同的曲线，但人类的胎儿期高斜率延伸到儿童期个体发育阶段，从而达到显著增高了的大脑化。(From Goula, 1977; derived from John Wiley and Son, New York.)

作我们人科动物祖先的近似模型，令人惊奇的是跨越整个人猿进化过程，初生婴儿大脑尺寸变化甚微(300—350 毫升)，尽管成年大脑的尺寸增长了三倍。

表 5.2　出生时和成年后大脑尺寸的比较:猩猩和智人为实际尺寸,猿人为推测的尺寸

	平均成年脑体积(毫升)	出生时脑体积(毫升)	占成年脑体积百分数	出生时脑体积的计算预测值(如果分娩日期没有提前)(毫升)
猩猩	480	300	60	
南方古猿	480	300	60	300
能人	646	300	46	390
直立人	890	300	35	530
北京猿人	1043	300	29	625
智人	1344	350	26	810

(引自 Tobias，1981b。)

如果跨越人猿进化演变过程初生大脑尺寸保持在成年脑的 60% 大小(即现代类人猿的比例)，胎儿大脑尺寸对分娩就会不可思议地过大(见表 5.2 中的第四列)。因此进化上有必要将分娩日期逐渐前移到胎儿脑发育的早期。这种早产的后果和影响将在下一节里讨论。这里我们对相关的生物学机制先作一番探讨。

李金斯等人(Liggins *et al*.，1967)出人意料地发现，羊分娩的起始阶段是由胎儿引发的，是胎儿神经性引发的脑垂体活动导致其分泌促肾上腺皮质激素(ACTH)，后者又致使肾上腺分泌皮质醇(Thorburn *et al*.，1972)。可以推测，胎儿脑垂体活动是由漏斗核(arcuate nucleus)的下丘脑神经元分泌促皮质素释放因子到脑垂体门静脉系而激发的(见 Brodal，1981，图 11.12、图 11.13、图 11.14)。胎儿皮质醇的增高会促使母体产生更多雌激素，后者又致使子宫释放前列腺素而致敏子宫肌膜引起子宫收缩(Klopper，1974)。

虽然据信灵长类(包括人类在内)分娩的起因还是胎儿，但其中的

机制要复杂得多(Liggins *et al*., 1967)。胎儿的胞衣(羊膜和/或绒毛膜)参与产生荷尔蒙而触发分娩，但推测分娩的起始时刻可能和羊由胎儿的肾上腺素机制来作精确控制相类似。一旦分娩开始，前列腺素才加入并对子宫收缩起援助性作用(Nathanielsz, 1978)。就我们感兴趣的进化过程而言，胎儿下丘脑触发分娩的时间逐渐提早(表 5.2)。看来边缘系统各核团(比如杏仁核)对此起了关键的作用。在此我们只能想象，是大脑增大带来的分娩困难由自然选择导致基因变化而致使分娩日期逐渐提前的，但个中详情目前还所知甚微。

5.6 人科动物的人口策略

图 5.5 显示，随着灵长类的进化，生命期和妊娠期有同步逐渐延长的趋势。图 5.6 中的简单示意图表明寿命和与之相平衡的四个因素，后者常起抵消固有人口增长趋势的作用(Lovejoy, 1981)。图中

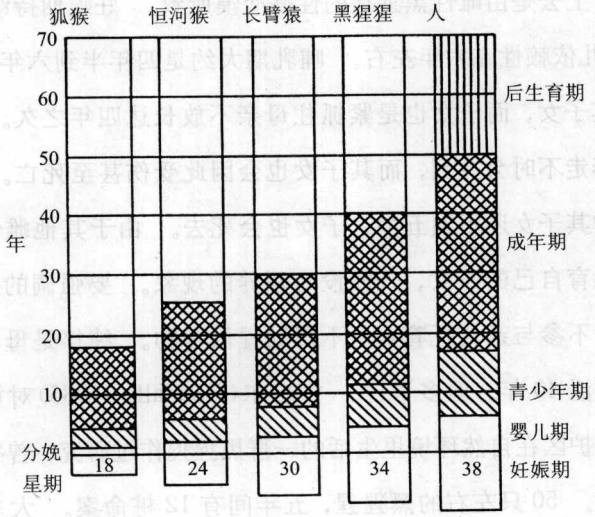


图 5.5 灵长类生命期和妊娠期同步逐渐延长的趋势。注意所列四个生命期之间的比例。只有人类有后生育期，可能是新近进化演变的结果。(Lovejoy, *Science* vol. 211: 341～350 © 1981 AAAS)

右侧的比例尺，1 代表人口处于静态平衡，即 R = 1 意味着人口保持不变。如果 R − 1 是负值，表明人口在下降，直至最终灭绝。有意思的是，目前西德的 R = 0.6，瑞士的 R = 0.7。

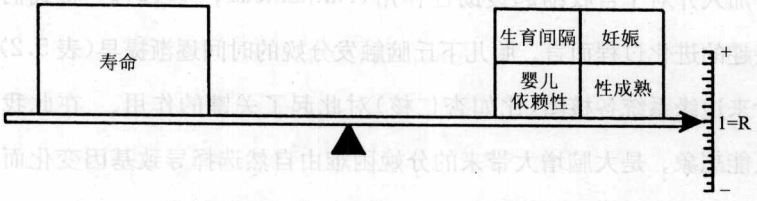


图 5.6　人科动物人口统计学变量示意图。R 代表固有人口增长率(1 = 人口保持不变)。四个时期(生育间隔、妊娠、婴儿依赖性和性成熟)的延长意味着向平衡杠杆的右侧移动，必然伴随着寿命的延长(即向平衡杠杆左侧移动相同的距离)。发育成熟过程的延长会使 R 降低，结果不是走向灭绝就是被生命期较短的人口所替代。右侧的四个变量中，只有生育间隔无需任何灵长类发育成熟生理上的变更而可被显著缩短(向左侧移位)。(Lovejoy, *Science*, vol. 211: 341—350 © 1981 AAAS)

黑猩猩大概是研究原始人类出现之前的人猿首科动物的最佳模型。黑猩猩性成熟年龄在十岁左右(图 5.5)。其平均生育间隔是五年半，看上去是由雌性黑猩猩的性欲冷漠所致。妊娠期持续 34 个星期。婴儿依赖性在六年左右。哺乳期大约是四年半到六年，母亲抱(背)着其子女，而子女也是紧抓住母亲不放长达四年之久。母亲在树林里奔走不时会摔倒，而其子女也会因此受伤甚至死亡。如果母亲死去时其子女还不到五岁，子女也会死去。由于其他雌性黑猩猩也忙于抚育自己的子女，一般没有领养的现象。要强调的是，雄性黑猩猩并不参与亲代抚育，也不帮助提供食物。纯粹是母系社会。黑猩猩可活 40 年，但多早亡。古多尔(Goodall, 1986)对贡贝河流域自然保护区在自然环境里生活的一群黑猩猩作过研究，曾报道有频繁的杀戮。50 只左右的黑猩猩，五年间有 12 桩命案。大多是级别高的雌性黑猩猩杀戮级别低的雌性黑猩猩的幼儿。基于图 5.6 可见，黑猩猩的人口策略仅勉强保持了种群的生存。对猩猩(orang-

utan)可得出同样的结论。同样也是母系社会，雌性猩猩长期性欲冷漠而且其生育间隔在七年左右。生活在婆罗洲丛林里的估计大约7000只猩猩也只是勉强生存。但白手长臂猿(最小的类人猿)的情况则完全不同(Wilson，1975，p.528)。由一对“夫妻”和多至四个子女组成一个核心家庭。家庭成员关系紧密，雌性和雄性在防御和交媾前性行为方面地位平等。母亲照料婴幼儿，父亲也参与其中，尤其是和年长一些的子女，父亲会同它们一起玩耍并保护它们。即使是通常乱交的黑猩猩，有时也会表现出初始形式的“夫妻”配对关系。古多尔(Goodall，1986，p.464)全方位观察到了8例这样的配偶行为，这些黑猩猩成对地离开它们的部落，双方独处一处许多天。

正如洛夫乔伊(Lovejoy，1981)所指出的，当某些敢于冒险的人猿首科动物从树上下来变为陆栖二足行走动物以后，其人口策略得以改进。二足行走的一个主要益处是方便长距离搬运食物(假设古猿使用了树皮或木头做的托盘来搬运食物)。对以狩猎采集为生的部落来说，至今这仍是他们的基本作业。我们必须假定陆栖生活使得有必要建立用树枝和木栅栏保护起来的栖息地。只是这些材料不会变成化石，但已发现了一些用石头垒成的圈(de Lumley，1969)，猜测这是用作防卫结构的基础。伊萨克(Issac，1978)曾描述了一些大约200万年前的群居栖息地，聚集有各种工具和动物骨头。推测那时分享食物已很普遍，男性成员提供由远距离狩猎得来的肉食，女性成员则在栖息地周围捕捉小动物和采集可食用的植物、水果、坚果、根茎、块茎、叶片和嫩枝等等。

陆栖基地带来的一大成果是，由于儿童住在栖息地的“安乐窝”里，女性成员亲代抚育的压力大大减轻。母亲之间可能分担抚育子

女的职责，这对那些充满危险的时日尤为重要，因为在母亲过世后其遗孤仍能被抚育长大。然而，正如洛夫乔伊强调的，男性成员参与亲代抚育对人口策略带来了最大的好处。推测这样的“突变”不是一朝形成的。按洛夫乔伊(Lovejoy，1981)的思路，可列出以下几个补充因素。

第一，随着母方压力的减轻和食物分享带来的营养改善，女性对持续不断的性生活逐渐变得乐意接受，正像当今的现代人那样，甚至贯穿整个月经周期。这直接导致生育间隔的缩短。这样的可孕性取决于雌激素的水平，后者在行经时达到最高水平，行经后降到最高水平的三分之一。

第二，直立体态暴露了吸引异性的两性特征，诸如阴茎、乳房、阴部和腋下毛发，加上外分泌腺和顶质分泌腺分泌的吸引异性的体味。体毛的消退更是暴露出了诱人的皮肤。

第三，食物分享和子女抚育相联系导致更紧密的男女伙伴关系，男女双方共同抚养子女。核心家庭由此而生，尽管看上去长臂猿在这一点上要来得早(参见上文)。这些改善了原始人类的生存能力。但是，我们大概不能假设在这种配对关系中的男方已经认识到了他们是其子女的生父。对他们来说，性交本身已是这种关系的奖励。随着平均生育间隔降低到两年半(也是当今现代人的自然平均值)，核心家庭在任一时刻都会有几个兄弟姐妹。到现代人的时代，孩童的依赖性延长到了15年以上(图5.5)。

以上所列繁衍特性的改变肯定依赖于边缘系统。比如，母方压力的减轻会导致下丘脑产生促卵泡激素释放因子，引发脑垂体分泌促卵泡激素(FSH)，激发卵巢产生雌激素，而使血液里所含雌激素保持在高水平。提高了的雌激素水平通过对下丘脑—边缘系统的作用而激

发女性的性欲。已证实(Pfaff，1980)，注射的雌激素会在杏仁核、中隔核以及正中下丘脑聚集(图 5.7)。如图 5.3 所示，这些核团都投射到大脑皮层，尤其是扣带回和前额叶。吸引异性的性征暴露也会刺激性欲，尤其是通过视觉、触觉和嗅觉。这一切都加强了男女伙伴关系，这种亲情关系也从而渗透到整个核心家庭，最终升华为爱情。

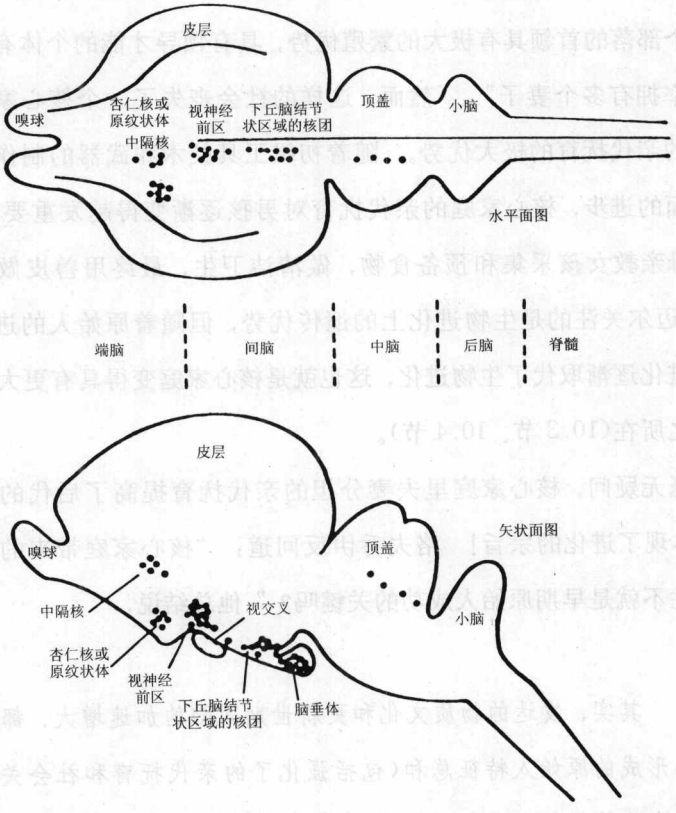


图 5.7　“广义脊椎动物脑”抽象示意图，标出迄今为止研究过的所有脊椎动物共有的雌激素和雄激素聚集神经元的位置。图中黑点代表性激素聚集的神经细胞团。脊椎动物共有的雌激素和雄激素分布区包括：边缘端脑(即中隔核、杏仁核和原纹状体)，视神经前区，结节状下丘脑核团，中脑顶盖下部的特定区域。图中包括：杏仁核或原纹状体；小脑；皮层(非哺乳动物：一般皮层；哺乳动物：新皮层)；下丘脑结节状区域的核团；视交叉；嗅球；脑垂体；视神经前区；中隔核；顶盖(非哺乳动物：视顶盖和下丘；哺乳动物：上丘和下丘)。(引自 Pfaff，1980。)

基于图 5.6 可预见，以上的人口策略应该导致原始人人口的极大增长。但食肉动物给陆栖生活尤其是幼儿带来了危险。许多严重的热带疾病是人猿进化地区的地方病。索莱茨基(Solecki，1971)指出，生活在沙尼达的一个原始人部落只有大约 25 名成员。

迈尔(Mayr，1973，p.57)曾提出了不同于一夫一妻配偶社会的假说，认为一夫多妻制才最具遗传优势。在一夫多妻制社会里，“每个部落的首领具有极大的繁殖优势，具有领导才能的个体有最大的概率拥有多个妻子”。然而，这样的社会丧失了一个核心家庭所具有的亲代抚育的极大优势。随着初级工具技术和武器的制作与使用方面的进步，核心家庭的亲代抚育对男孩逐渐变得越发重要。同样，母亲教女孩采集和预备食物，做清洁卫生，最终用兽皮做衣服等。迈尔关注的是生物进化上的遗传优势，但随着原始人的进化，文化进化逐渐取代了生物进化，这也就是核心家庭变得具有更大进化优势之所在(10.3 节、10.4 节)。

毫无疑问，核心家庭里夫妻分担的亲代抚育提高了后代的生存率，体现了进化的宗旨！洛夫乔伊反问道：“核心家庭带来的巨大适应性不就是早期原始人成功的关键吗？”他总结说，

> 其实，发达的物质文化和更新世期间脑的加速增大，都是早已形成的原始人特征总和(包括强化了的亲代抚育和社会关系、男女伙伴关系、专门化了的性繁殖行为和二足行走)带来的结果。这意味着核心家庭和人类性行为的终极起源可能远早于更新世开始之前。(Lovejoy，1981，p.348)

这应该是早在南方古猿的年代(图 2.5)。

如果像洛夫乔伊提出的那样，原始人的最佳进化策略是组成核心家庭，那么对利他和互助行为就有了奖赏。这与谢灵顿想象的类人猿生活形成鲜明的对照，

> 类人猿的世界是在“威权就是真理”(might is right)的信条统治之下，靠受难来支撑的。但“渴望活着”的符咒也写在每个成员的脸上。回想那样的日子，我们为逃出那样的世界而感叹和欢欣。(Sherrington，1940，p.377)

按照我们的和平演变假说，还必须对另外一个事实加以解说：在种系分岔中出现了能人以后，南方古猿衰退并最终在大约100万年前灭绝(图2.5)。但这并不一定是古人好斗造成的。只要图5.6里的平衡杠杆向右倾斜而使R值刚好低于1，种族灭绝就将会最终到来而毋须任何外族的侵略。比如，我们对当时各种疾病的发病率一无所知。

一夫一妻配偶关系和核心家庭的假说所描述的原始人进化的早期社会，看来可能太理想化了。我们所掌握的全部证据只是古猿二足行走，搬运什物到群居栖息地的能力，加上它们可能分享食物的推测。但是，随着原始人的进化，涉及愉快情感和友善行为的边缘系统核团有了可观的增长(5.2节)。表5.1显示，中隔核的尺寸指数从猴的2.09上升到人的5.45，杏仁核外侧部的尺寸指数则由猴的3.05增长到人的6.02。相反地，涉及愤怒和好斗行为的核团的体积增长则要小得多，比如杏仁核正中部的尺寸指数从猴的1.30上升到人的2.52。看来，人猿进化过程中，自然选择挑选出来的遗传密码，在种系发生上相对于愤怒和好斗核团而言，倾向于增大愉快和友善核团的体积。

对南方古猿的行为，我们只有一个记录，那就是图3.11所示的

足迹。用我们的遐想来解释，这分明是早在360万年前一个核心家庭留下的证据：一对成年配偶，一个小心地踏着另一个的脚印在走，一个孩童搀着其中一个成人的手共行。

5.7 利他主义的起源

奥古斯特·孔德(August Comte)* 在19世纪中叶引进了“利他主义”(altruism)一词，专指一种个人毫不利己、专门利人的特定类别的道德行为。

社会生物学家威尔逊和道金斯(Wilson，1975，1978；Dawkins，1976)也用这个词来表示动物行为的利他之处，在此个别动物牺牲自己，其行为“看上去”是在为其同类作考虑。不幸的是，这样的用法造成了不少含混不清。他们所讲的例子多源于社会性昆虫，其行为纯粹出于本能。然而，我们必须把这样的牺牲性社会行为与孔德原先定义的利他主义区别开来并作明确的划分。我曾经提议(Eccles，1980，第8章)，把本能行为称作“伪利他主义”(pseudaltruism)，它们实在和我们要讲述的真正的利他主义的进化过程没有什么联系。

真正的利他主义有两个鲜明的特征。首先，必须要有意图，也就是说，对行动事先是有规划的，尽管随后可能变为大部分是自动的行为。第二，计划打算的行动必须是按其他人的利益来设计规划的。意图只涉及人际关系。显然，今天正常的人类生活充满了利他行为。我们现在要问的是：追溯原始人进化历程，早在哪一时刻首次出现了这样的道德行为？

---

* 奥古斯特·孔德(1798—1857)，法国哲学家，创立了实证主义哲学思想。——译者

我们必须首先来考察高等动物的行为。曾有趣闻轶事记载海豚对受伤了的同伴表现出貌似同情的行为，但据沃什伯恩(Washburn，1969)报道，野外生活的灵长类根本没有同情心。好斗霸道才能争得地位，比如在进食优先权上就是如此。可能只有黑猩猩是个例外，所有灵长类都是强者先得食，而根本不顾及弱幼，后者只能得到前者的剩食。看来，栖息于贡贝河流域自然保护区的黑猩猩群落也没有同情心。古多尔(Goodall，1971)描述了一个名叫“麦格雷戈”(McGregor)的成年雄性黑猩猩，因得了脊髓灰质炎而双腿瘫痪。由于行动不便，其后腿和臀部的皮被磨掉而且感染。它被所有先前的伴侣遗弃，它们对它极大的病痛无动于衷，最终它在离同伴很远的地方死去。

现在我们回到原始人，专注于鉴别出利他行为的最早痕迹。我想提议，群居栖息地的食物分享是利他主义的开端(Isaac，1978)。接下来出现的核心家庭是利他主义社会的开端，图 3.11 所示携手漫步的足迹就是一幅 360 万年前的生动写照。

利他行为在尼安德特人的葬礼习俗中也可窥见一斑。可以推测，尼安德特人已认识到了自我，同时也视周围其他人为有意识的自我个体。源于这样的认识，尼安德特人在他人在世时会给予关照，而在他人过世后又以葬礼仪式习俗来表达对逝者的关照。尼安德特人的葬礼习俗开始于大约 8 万年前，死者的遗体有食物器皿、工具或武器陪葬，通常用赭石涂上红色，可能是想除去死亡的苍白。

索莱茨基(Solecki，1971)发现了人类史前时代(6 万年前)同情行为的首例证据。那是一具尼安德特人的骨架，出生时就是残疾，随后又受伤多次。但这名残疾人活了至少 40 年(图 2.10d)，而没有部落里其他人的照顾这是不可能发生的。经花粉分析发现，沙尼达洞

穴的葬礼还伴有献花礼仪(Solecki，1971，1977)，从这一不同寻常的发现也可推断尼安德特人具有同情心。我们因此可将人类史前时代目前所知最早的同情迹象确定在6万年前。我们也有理由期待这一定时可能会更早一些，因为大脑和现代人一般大的尼安德特人至少在10万年前就已经存在了(图2.10和图2.13)。

人类历史故事充满了利他主义事例。最早的文字记载当数写于公元前2200年苏美尔*的吉尔伽美什(Gilgamesh)**史诗。该史诗记述了吉尔伽美什到阴间找到他的亲密战友恩克多(Enkidor)并使他起死回生的英勇故事。随着各大宗教的兴起，利他行为成为教义。尽管还是有不少好斗霸道行为，我们的社会是建立在利他主义之上的。不幸的是，这一点被媒体掩盖隐瞒了，因为利他主义不是好卖点！然而，加尔各答的德兰修女(Mother Teresa)是一个著名的例外。

如5.6节所述，原始人进化过程当中，与愉快、温和行为相关的核团的尺寸指数有明显增长，而好斗性的正中杏仁核并不如此。但后者对人类生活也很重要，因为勇气、冒险和奉献的动机都需要有控制的挑衅进取精神。

谢灵顿曾戏剧性地提到道德以及利他主义的神秘起源。正如一贯在生物进化过程中表现出来的那样，大自然(Mother Nature)向人断喝，

> 你曾以为我道德，你现在了解了，我本无道德。你说，作为不以他人意志为转移的必然性和机理的我，怎么可能是道德

* 美索不达米亚之一古国，在现今伊位克南部一带。——译者

** 传说中的苏美尔国王。——译者

的？ 但最终是我把道德的你带到这个世上。 是的，你是你的整个世界里唯一的道德实体，因此也是唯一不道德的实体。

你曾以为我聪明，甚至充满智慧。 你现在了解了，我全无理性，甚至毫无知觉。 作为纯粹机理的我，怎么可能有理性或目的？ 但最终是我制造了你，充满你的理性的你。 如果你略作思考，充满你的理性的你就会意识到你在思考，你是你的整个世界里唯一的理性实体，因此也是唯一的疯狂实体……你是我的孩子。 不要期待我会爱你。 作为不以他人意志为转移的必然性的我，怎么可能去爱？ 我不会爱，也不会恨。 但如今我把你和你的同类带到这个世上，记住你是你自己的新世界，你的世界由于你而有了爱和恨、理性和疯狂、道德和不道德、善良和邪恶。你到能感受到爱的地方去爱。 那就是，你们只能彼此相爱。

我也要提醒你，大概是因为你对我有所了解，你认识到所谓的“意图”和“主宰”的手段是如此宏大，不是你现有的见识能领会得了的。 那么就请你多长点见识吧。（Sherrington，1940，p.399—400）

我对我的昔日导师谢灵顿极为动人的寓言启示完全心领神会。 我坚信，生物进化不可简单地归因于偶然性和必然性。 如果是那样的话，就不会产生我们人类和我们的价值观。 我领会他想说的是，进化可能是那个至高无上“意图”的手段，超越了所有的偶然和必然，至少对创造具有自我意识的人类的壮举是如此。 文化进化（10.2 节、10.3 节）随后取代了生物进化，并马上对自然选择起决定性作用；这不仅是由于大量的技术发明，而且也是因为各种价值观的产生和发展。 比如，对致力于全体成员福祉的社会，利他主义提供了良好的道德基础。

第6章　艺术创造性：视觉—运动神经系统的进化

本章中标有边线的段落也相当重要，但初读时可跳过。

6.1　灵长类大脑皮层的视觉区

要了解视觉—运动神经系统从人猿首科动物到智人的进化演变，我们有必要先就我们目前对类人猿视觉信息处理过程的理解作一个概述。对恒河猴(*Macaca mulatta*)非常复杂的视觉系统已有了最深入细致的研究。由于恒河猴视觉系统和其他灵长类非常相似，将其作为原始人进化开始时类人猿视觉系统的模型是适宜的。灵长类是极为视觉化的动物，所以类人猿视觉系统已经要比其他各等哺乳动物高明。双眼向前看，使它们具备完整的双眼立体视觉。如图6.1所示，视觉神经通路在视交叉作部分交叉，这样就使来自双眼右半视野的神经投射经外侧膝状体(LGB)的突触中继传递到左侧枕叶的初级视觉皮层(见图4.4，布劳德曼17区或视区V1)，而对左半视野则反之亦然。

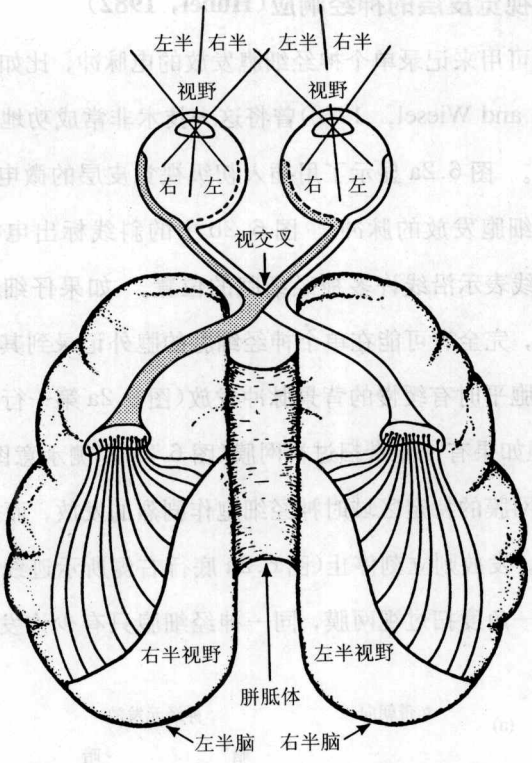


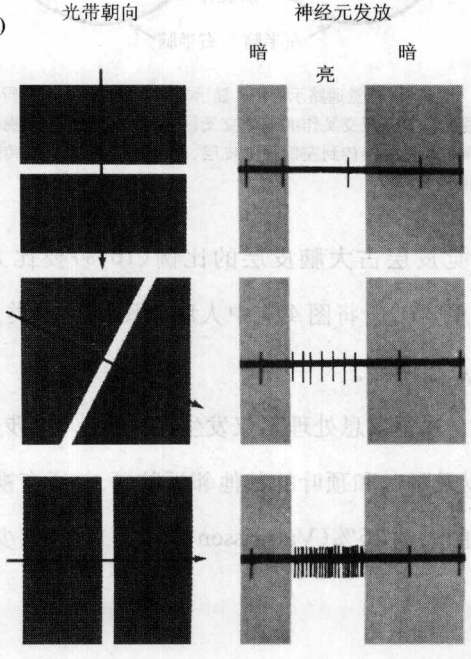
图 6.1　视觉通路示意图，显示视网膜成像的左半视野和右半视野以及在视交叉作的部分交叉，这样每只眼的右半视野经外侧膝状体中继传到左侧视觉皮层，相应地左半视野则传到右侧视觉皮层。

猴初级视觉皮层占大脑皮层的比例(16%)要比人(4%)高得多(Van Essen，1985)。将图 4.4 中人脑和图 4.5 中类人猿脑的 17 区相比较，这一点很明显。

如下所述，视觉信息处理不仅发生在 17 区，也涉及相邻的 18 视区和 19 视区以及颞叶和顶叶的其他邻近脑区。所有视觉脑区加起来占人脑皮层区的大约 15%(Van Essen，1985)，但至少占猴脑皮层区的 30%。

6.2 初级视觉皮层的神经响应(Hubel，1982)

微电极可用来记录单个神经细胞发放的电脉冲，比如休伯尔和维泽尔(Hubel and Wiesel，1962)曾将这一技术非常成功地用于初级视觉皮层研究。图 6.2a 显示了用插入初级视觉皮层的微电极“发现”的单个神经细胞发放的脉冲。图 6.2b 中的斜线标出电极插入的途径，横断短线表示沿线许多神经细胞的位置。如果仔细精确地插入放置微电极，完全有可能在单个神经细胞的胞外记录到其脉冲发放。视觉神经细胞平时有缓慢的背景脉冲发放(图 6.2a 第一行右侧所示迹线记录)，但如果有一光带扫过视网膜(图 6.2a 左侧示意图所示)，当光带扫过视网膜的特定区域时神经细胞作剧烈的发放，而一旦光带离开了该区域，发放则立刻停止(图 6.2a 底行右侧所示迹线记录)。如果光带从另一角度扫过视网膜，同一神经细胞只有少许发放(图 6.2a



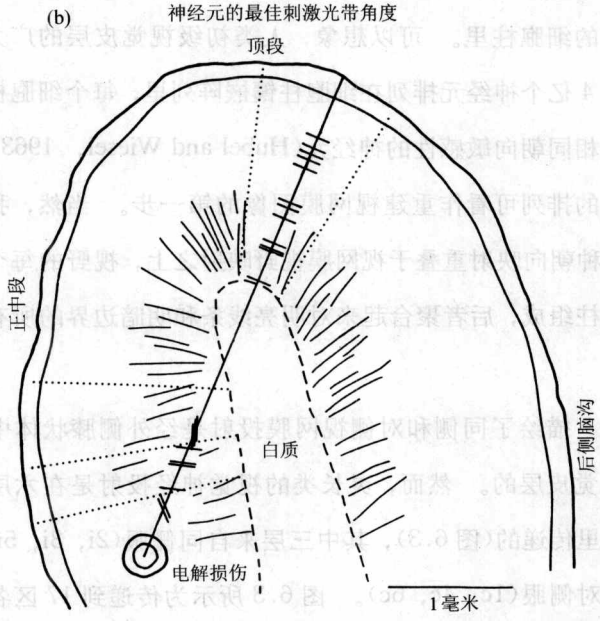


图 6.2　猫初级视觉皮层神经元的朝向响应。详细说明见正文。(Hubel and Wiesel, 1962.)

中间一行右侧所示迹线记录)。最后，如果光带扫过视网膜的角度和引起最剧烈发放的角度垂直，则对同一神经细胞没有作用(图 6.2a 第一行右侧所示迹线记录)。这意味着特定视觉神经细胞对特定朝向的光带移动最为敏感，而对与该特定朝向垂直的光带移动则不敏感。

图 6.2b 中的和微电极插入轨迹相交的横断短线的朝向，代表沿途所记录到的视觉神经细胞对刺激光带朝向的敏感性。若电极沿着与皮层表面垂直的细胞柱插入，沿途所记录到的视觉神经细胞对刺激光带具有相同的朝向敏感性(如图 6.2b 中顶段的 12 个细胞)。图 6.2b中微电极插入轨迹穿过中央白质后又继续穿过了三组具有不同朝向敏感性的神经细胞。显然，微电极沿途穿过了几个具有不同朝向敏感性的细胞柱(以点虚线标出的扇形区)。

视觉皮层里，具有类似朝向敏感性的神经元倾向于排列在与皮层表面垂直的细胞柱里。可以想象，人类初级视觉皮层的广大区域，总共大约4亿个神经元排列在细胞柱镶嵌阵列里，每个细胞柱包含数千个具有相同朝向敏感性的神经元(Hubel and Wiesel, 1963)。

这样的排列可看作重建视网膜图像的第一步。当然，我们将认识到，这种朝向映射重叠于视网膜视野映射之上，视野的每个区域由许多细胞柱组成，后者聚合起来对明亮线条和明暗边界的所有朝向作出表达。

图6.1描绘了同侧和对侧视网膜投射是经外侧膝状体中继传递再到达视觉皮层的。然而，灵长类的视觉神经投射是在六层分离的薄层结构里传递的(图6.3)，其中三层来自同侧眼(2i, 3i, 5i)，另外三层来自对侧眼(1c, 4c, 6c)。图6.3所示为传递到17区各优势柱的视觉神经投射的高度简单化和理想化了的示意图(Hubel and Wiesel, 1974)。外侧膝状体的同侧眼薄层和对侧眼薄层继而投射到视觉皮层的交替间隔条纹或柱状结构——单眼优势柱。和单眼优势柱相垂直的方向上，是图6.2所示的具朝向选择性的柱状结构，而且其优势朝向角度呈连续轮回的次序排列(图6.3上表面所示)。实际视觉皮层里，优势柱的排列远没有图6.3所示的猴皮层理想示意图那样绝对和严格。

图6.3里第Ⅳ薄层的上层是图6.2所示的只对一定朝向的明亮线条和明暗边界作单眼响应的*简单细胞*。17区其他层面的神经元和邻近的第二级、第三级视觉区(布劳德曼18区和19区，图4.4和图4.5)的神经元则负责下一步的图像重建。在这些脑区里，有些神经元专门对亮暗线条的长度和宽度以及朝向敏感，有些神经元甚至专对两条相交成某种角度的线条有选择性。这些所谓的复杂细胞和超复

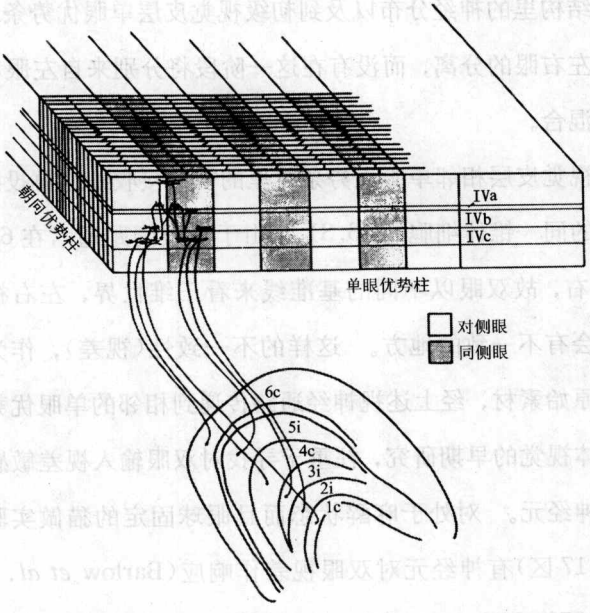


图 6.3　猴由外侧膝状体到视觉皮层(17 区)神经投射示意图。外侧膝状体的六层薄层以其对应于来自同侧眼(i)或对侧眼(c)的投射来标记。这些 i 薄层和 c 薄层投射到视觉皮层的特定区域而形成对同侧眼和对侧眼的单眼优势柱。视觉皮层里堆叠起来的薄板状条纹或柱状结构，在一个方向上是以单眼优势来定义的，而在另一个方向上则反映图 6.2 所示的朝向选择性(如上表面所示)。(Hubel and Wiesel, 1974.)

杂细胞(Hubel and Wiesel, 1963, 1965, 1977)是在作进一步的特征识别。图 6.3 里给出两个位于上表薄层的复杂细胞的例子，这两个复杂细胞分别接受来自不同单眼优势柱的两个简单细胞的输入。

6.3　立体视觉

如图 6.3 所示，来自每只眼的视神经投射到外侧膝状体六层薄层中的不同的三层，然后再分别投射到同侧眼和对侧眼交替间隔的初级视觉皮层单眼优势条纹。所以，尽管在视交叉作部分交叉后传递到外侧膝状体的视神经束含有来自左右眼的神经纤维，在外侧膝状体的

特定薄层结构里的神经分布以及到初级视觉皮层单眼优势条纹的投射都保持了左右眼的分离，而没有在这一阶段将分别来自左眼和右眼的投射加以混合。

初级视觉皮层相邻单眼优势条纹里的初级接收细胞再投射到位于表层薄层的同一锥体细胞(图 6.3)。 由于双眼间距通常在 60 毫米到 70 毫米左右，故双眼以不同的基准线来看三维世界，左右视网膜上的成像就会有不一致的地方。 这样的不一致性(视差)，作为形成立体视觉的原始素材，经上述视神经通路传递到相邻的单眼优势条纹。

对立体视觉的早期研究，注重于寻找对双眼输入视差敏感的初级视觉皮层神经元。 对处于麻醉状态而且眼球固定的猫做实验，发现视觉皮层(17 区)有神经元对双眼视差作响应(Barlow *et al.*, 1967; Bishop, 1970; Hubel and Wiesel, 1970)。 波焦及其助手们以更精湛的实验技术，对受过训练的、处于清醒状态的恒河猴做严谨的实验，继续进行这样的研究(Poggio and Fischer, 1977; Poggio, 1984)。 不同朝向的单个光带以相对注视点不同的深远度扫过视野。布劳德曼 17 区和 18 区相当一部分简单和复杂细胞对双眼水平视差具备不同的敏感性。 对视差的响应有好几种，就本章目的而言，我们只要认识到以下几点即可：在视觉信息皮层处理的极早期阶段就已经对深度有了神经识别，即双眼的二维视网膜输入在 V1 和 V2 视觉脑区被转换为对双眼视差的响应，V1 和 V2 视区神经元因而携带对深度感知的特定信息(Poggio and Poggio, 1984)。 对随机点立体图视觉输入也有这样的转换，尽管只有大约 20% 的神经元有响应(Poggio, 1984)。 因此“独眼脑”在视觉信息皮层处理的最早阶段就已形成。 但对这样的三维信息是怎样转换为三维体验，以及到底还有多少其他因素也参与其中，目前还没有答案。 立体视觉是后天

的。灵长类的树栖生活使得它们的立体视觉有了最先进的发展。其树栖灵活性高度发达，而所有树栖动物中最厉害的是长臂猿——栖息于马来西亚的一种小型类人猿。人们有时会揣测，我们最棒的体操选手、芭蕾舞舞蹈家和运动员的能力能不能赶上长臂猿。长臂猿的布劳德曼区(Mauss，1911)在视觉—运动神经元聚集的上顶叶脑区看来并没有发展任何独特的区域(见下文中的图 6.5)。

6.4 前纹状视觉脑区

一系列镶嵌相邻的视觉脑区占据了猴大脑皮层的后三分之一，而且每个视觉区都有和视网膜映射对应的表达。这些视觉区参与对特定视觉功能(诸如形状、空间视差、朝向、运动视觉和颜色视觉)的神经响应作进一步的分析(Zeki，1969，1973，1978；Cowey，1982)。三种主要技术被用来研究恒河猴从 V1 区到其他高级视觉区的视觉信息投射。首先是应用研究脑损伤引起的功能丧失的传统方法。第二是使用放射性示踪剂来跟踪神经纤维的投射路径。比如，往 V1 区注射示踪剂，相邻的 V2 区随后出现强放射性。往 V2 区注射示踪剂，发现由 V2 区发出的神经纤维投射到位于下颞叶的另两个视觉区(V3 区和 V4 区)和位于颞上沟的 MT 区(图 6.5、图 6.6)。第三种方法，也是最重要的一种方法，是用单细胞记录技术来记录神经元对特定视觉输入的响应。

基于使用上述技术对恒河猴视觉系统的实验研究，图 6.4 在左侧大脑皮层的正中面和外侧面标出了 V2 区、V3 区和 V4 区的位置。右上角的小插图显示月状脑沟(l)的自然位置，在正图中月状脑沟被撑开以便显示位于脑沟深处的 V2 区、V3 区和 V4 区。到这些较高级视觉区的投射和视觉刺激的特定特征相关。比如，V4 区的神经细

胞对颜色感知有差异敏感性(Zeki，1973，1980)，而 V2 区和 V3 区 70%的细胞有朝向选择性(Zeki，1978)。

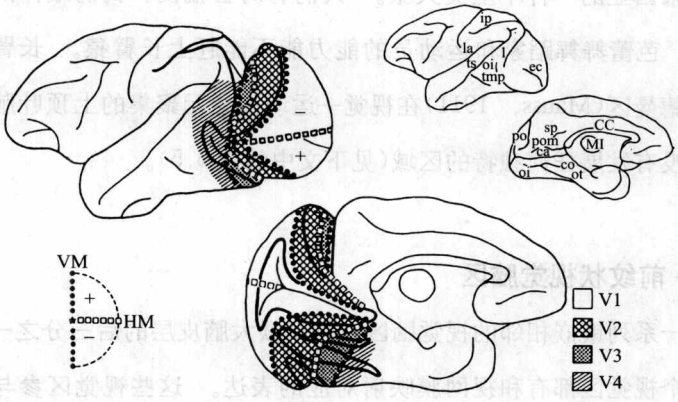


图 6.4 纹状皮层 V1 区和前纹状皮层 V2 区、V3 区和 V4 区的位置与范围。正图在大脑左半球的正中面和外侧面上标出各视觉区，而且为显示这些视觉区，脑沟被部分撑开。“+”表示上半部视野的皮层表达，“-”则表示下半部视野的皮层表达。实心圆点表示视野垂直中线(VM)的皮层表达，空心方块表示视野水平中线(HM)的皮层表达，而五角星则表示注视中心的皮层表达。就纹状皮层 V1(白色)、V2(交叉线阴影)、V3(点状阴影)和 V4(斜线阴影)而言，脑半球的底部表达上半部视野，而脑半球的顶部则表达下半部视野。在这四个视觉脑区之间，视野的垂直中线和水平中线的表达交替出现充当这些脑区之间的边界。(ca = 距状裂；CC = 胼胝体；co = 并行脑沟；ec = 外侧距状裂；ip = 顶内脑沟；l = 月状脑沟；la = 侧脑沟；MI = 中间硬块；oi = 下枕脑沟；ot = 枕—颞脑沟；po = 顶—枕脑沟；pom = 正中顶—枕脑沟；sp = 次顶叶脑沟；tmp = 后中颞脑沟；ts = 颞上沟。)(Ungerleider，1985.)

如图 6.5 所示，来自 V1 区的另一个主要神经投射是到颞上沟深处的 MT 区。MT 区又向前投射到图 6.6 所示的四个脑区。其中的两个脑区位于图 6.5 所示的被撑开的顶内脑沟里，属布劳德曼 7 区。图 6.5 所示 MT 综合区对视觉运动的方向及其与周遭环境的关系敏感，即具有空间视觉功能。我们必须提到芒卡斯尔及其助手们对猴布劳德曼 7 区的神经元作了多年的研究(Mountcastle *et al.*，1975，1984)。该脑区的神经元不仅对视觉输入敏感，而且专门涉及运动视觉(视觉跟踪神经元)和空间视觉，后者和形体感知有关。

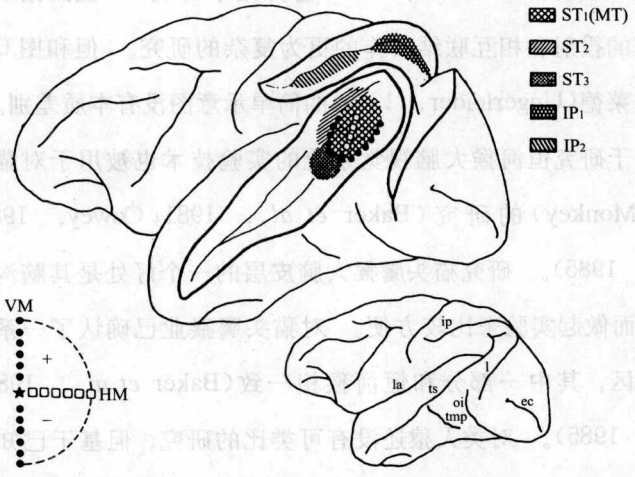


图 6.5　MT 区(交叉线阴影)及其投射到其他脑区的位置和范围。 正图在脑半球的外侧面上标出这些脑区，颞上沟和顶内脑沟被撑开以显示其上下沿。 MT(ST_1)投射到颞上沟的两个区域(ST_2 和 ST_3)和顶内脑沟的两个区域(IP_1 和 IP_2)。 如同 MT 区，这些脑区以各不相同的阴影图案标记。 (Ungerleider， 1985.)

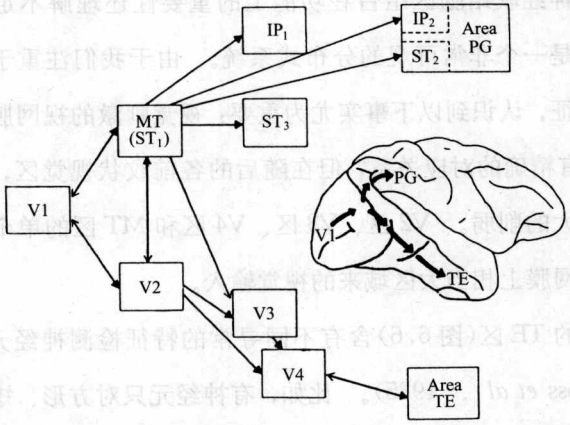


图 6.6　视觉皮层区及其已知联结的概图。 实心箭头表示“向前”投射，绝大多数这类投射位于第Ⅳ薄层和第Ⅲ薄层的纵深部。 轻型箭头表示“向后”投射，这类投射并不映射到第Ⅳ薄层，而是映射到粗粒层和细粒层。 实验数据表明，来自纹状皮层(V1)的视觉信息流在 V2 区和 MT 区开始分流。 其中一支通向大脑的背侧，投射到后顶叶皮层(PG)；另一支则通向大脑的腹部，投射到下颞叶皮层(TE)。 我们推测，这两支神经通路分别参与空间感知和物体识别。 (Ungerleider， 1985.)

冯·埃森(Van Essen, 1985)曾介绍了对从 V1 区到诸多前纹状皮层区的投射和相互联结所作的更为复杂的研究。但和图 6.6 所示的昂格莱德(Ungerleider, 1985)的简单示意图没有本质差别。

用于研究恒河猴大脑视觉系统的实验技术也被用于对猫头鹰猴(Owl Monkey)的研究(Baker *et al.*, 1981; Cowey, 1982; Van Essen, 1985)。研究猫头鹰猴大脑皮层的一个好处是其脑沟不那么深,因而做起实验来比较方便。对猫头鹰猴业已确认了一系列前纹状皮层区,其中一部分和恒河猴相一致(Baker *et al.*, 1981; Van Essen, 1985)。对类人猿还没有可类比的研究,但基于已知的解剖结构(图 4.5),我们有理由假定类人猿的前纹状视觉区具有类似的组成。这一假设也适用于南方古猿进化谱系的人科动物祖先。

由于对前纹状视觉区的研究新近才展开,我们对处理视觉信息的这一特定神经联结脑区组合在功能上的重要性还理解不足。图 6.6 已显示这是一个非常可观的分布式系统。由于我们注重于视觉输入的特定特征,认识到以下事实尤为重要:视觉刺激的视网膜成像位置在 V1 区有精确的对应关系,但在随后的各前纹状视觉区,这种对应关系有很大的削弱。V2 区、V3 区、V4 区和 MT 区的单个神经细胞接受从视网膜上相当大区域来的视觉输入。

颞叶的 TE 区(图 6.6)含有不同寻常的特征检测神经元(Gross, 1973; Gross *et al.*, 1985)。比如,有神经元只对方形、矩形、三角形或星形有响应。更奇异的是有少数神经元专门只对手和面部或其一部分有响应。因此,TE 区含有按特定特征对视觉信息表现出不同寻常选择性的神经元。该区的有些神经元还会对另一个对该类实验动物有价值的附加特征有响应。

视觉信息处理从视网膜到 20 区和 21 区(图 4.4)的各个阶段可看

作是一个按特征分等分层的序列阵列：

1. 视野到皮层的投射对应关系逐渐失去特定性。由于这种递进增长的视野泛化，20 区和 21 区的所有神经元都有视网膜中央凹的表达（图 4.4、图 6.4 和图 6.6）。此外，20 区和 21 区的所有神经元接受来自包括中央凹在内的左右两半视野的输入，因为在视觉信息处理的这个阶段，来自左右两半视野的视觉输入经胼胝体压部投射到左右两侧枕叶（图 6.1）。
2. 各阶段引发神经元响应的视觉刺激的特定性逐渐增加。从点到特定朝向的线或边界，再到具有特定长度和宽度、并通常按一定方向移动的线条，直到 20 区和 21 区某些神经元的更为复杂的特征检测。
3. 有证据表明，20 区和 21 区的神经元具有一种附加的响应特征，这种响应对该类动物有重要价值。

6.5 纹状和前纹状视觉区的脑损伤

猴的初级视觉区若有脑损伤，其视觉在和视网膜映射对应的部分视野就会有预料到的缺损。切除 V2 区的不同部分也会引起预料到的中央或周边视觉的缺损（Cowey，1981，1982）。对 V4 区的不同部分作有选择的切除会提高色调分辨阈值*，但不会影响朝向分辨阈值。切除 TE 区会导致视觉学习缺陷，但并不破坏视觉感知本身（Cowey，1981，1982）。

为了了解人脑是否具有和猴脑相似的视觉结构，我们有必要收集由纹状和前纹状皮层损伤引起的各种症状病例的资料。基于人道伦

* 即分辨色调的能力降低。——译者

理考虑，神经科学家不可能对人脑作类似于对猴脑的实验研究(人为损伤、示踪剂记录技术和单细胞微电极记录)。尽管存在这样一些障碍，直接对人脑作研究有一个引人注目的特点。

> 对视觉世界的分析只是我们对其响应(包括识别、行动、想法、情绪等等)的一个前奏。我们所做的响应必然随学习过程而有所变化。基于所学价值，同样的视觉刺激可能引起完全不同的响应。(Cowey，1981，p.405)

遗憾的是，脑损伤事故并不多见，而局限于特定视觉脑区的损伤就更为罕见。但如果将许许多多脑损伤病例收集整理在一起，完全有可能找到与恒河猴脑损伤实验所得结果对应的症候群(Cowey，1981，1982；Warrington，1985)。

双侧枕叶损伤引起的皮层性失明很少是完全失明，但多表现为各种视觉功能(敏锐、形状、颜色、位置和立体视觉)的分离和不同程度的缺损。单侧损伤可引起单侧方向知觉的丧失。前纹状皮层腹侧部的损伤会导致色盲(色觉严重缺损或完全丧失)，但网膜—皮层投射的三色机制则完好无损。推测受损伤的是 V4 区。顶叶背侧部受损伤后，对物体位置的感知会有偏差，但并不影响对其形状和颜色的识别。右颞叶的损伤会导致视觉识别功能的缺损。考魏(Cowey，1982)描述了视觉完全正常的病人对复杂物体或面容的认识不能症(agnosia)。比如，枕颞皮层腹侧正中部有损伤的病人表现出面容失认症，该损伤脑区较 TE 区靠后(图 6.6)，而恒河猴 TE 区的某些神经元对面容的视觉输入有响应。相当类似的另一个症候群叫做物体失认症，包括几种亚型。

布劳德曼 7 区(图 4.4)(Mountcastle *et al.*, 1975, 1984)的神经元对视觉输入和运动的响应给该动物提供身处其境(自身和周围环境间的关系)的信息。患有该脑区单侧损伤的病人不能对位于对侧一半空间里的物体作准确的定位,而且无法对位于对侧一半空间里的事物保持注意力,甚至对对侧一半自身身体也是如此。MT 区和相关脑区(图 6.6)有损伤的猴具有类似的症候群。它们抓握不准,无法对事物作空间定位。

冯·埃森(Van Essen, 1985)曾指出,人类的纹状皮层区和类人猿相比是如此之大,可以包容许许多多特定的功能脑区。当然这只是一种推测。我们所需要的是改进研究人脑的技术,包括新的组织学技术和用 PET(正电子发射层析成像)和 NMR(核磁共振)扫描装置来作局部解剖学研究。放射性氙技术已在提供颇有价值的证据(见图 6.8 和图 6.9)。

6.6 研究人脑的视觉响应

现今已有可能对人脑在做视觉分辨和想象实验任务时各脑区的神经活动进行研究。使用经供应一侧脑半球的主动脉(颈内动脉)注射放射性氙(^{133}Xe)的技术,罗兰及其助手们(Roland and Lassen, 1976; Roland and Skinhhøj, 1981; Roland and Friberg, 1985; Roland, 1985)获得了一批迄今为止最重要的结果。如图 6.7 所示,在注射后大约 40 秒内,由 254 个盖革* 计数器测量单侧脑半球 254 个区域的放射性,每个区域大约覆盖 1 平方厘米。在试验对象处于闭目休息状态时,先测量构筑一幅静止状态的区域性脑血流量分布图。

---

* 盖革(Hans Geiger, 1882—1945),德国物理学家,盖革计数器的发明者。——译者

为检测由完成一定的视觉任务引起的变化，在试验对象执行该项视觉任务时，重复和试验对象处于休息状态时相同的测量过程。这样的任务状态和对照状态对每个试验对象重复多次，在许多试验对象身上重复同样的实验，目的是找出因执行这一特定视觉任务而呈现显著变化的脑区。这里所观测到的变化是血液循环的增长，后者是神经活动增长的可靠指征。

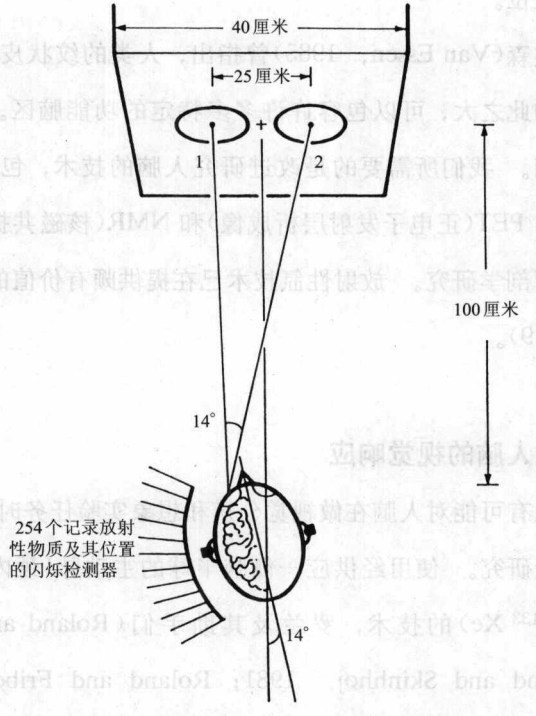


图 6.7　视觉分辨实验。计算机生成的两个椭圆图形投射在以深蓝色为背景的屏幕上。两个椭圆的面积相同，但形状略有不同。图形呈现给试验对象时有一半的机会椭圆的长轴和人体的纵轴相平行，另一半情况下椭圆的长轴和人体的纵轴相垂直。刺激的呈现时间是 3.5 秒，89.3 流明/平方米。试验对象肯定会快速来回扫视这两个椭圆以收集有关两者的信息。和其他要求试验对象在两个答案间作强制选择的实验一样，试验对象对该视觉实验任务的回答只能是“1”或“2”。（Roland and Skinhhøj, 1981, with permission Elsevier Science Publishers.）

图 6.7 所示为该视觉实验的设置。 该实验要求试验对象按离心率来分辨两个椭圆。 在注射放射性氙后大约 40 秒内，试验对象可采取任何策略来观察这两个椭圆以作出判断，盖革计数器与此同时在作记录。 试验对象在做该实验时，除了眼睛有移动外其他部位都静止不动，而且试验对象是在 40 秒实验周期以后才讲出他的判断是 1 还是 2。 区域性脑血流量在统计上有显著增加的脑区在大脑两半球都有非常广泛的分布，在图 6.8 中以增长百分比标出。 正如可从图 6.6 所示恒河猴实验结果来预期的那样，枕叶及其颞叶和顶叶的相邻脑区的区域性脑血流量有显著的增加。 可惜的是，颈内动脉注射并不覆盖枕叶极，故无法对这部分脑区成像。 同时，对大脑两半球的正中侧面也无法用放射性氙技术作区域性脑血流量测量。

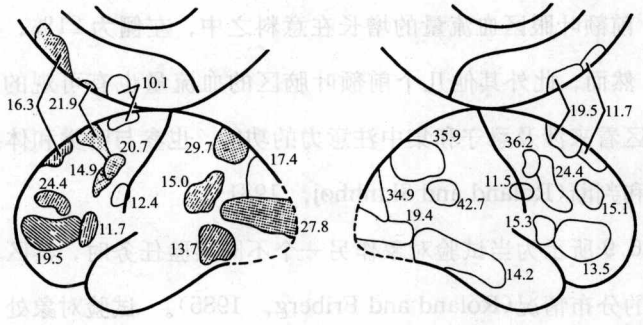


图 6.8 执行视觉分辨任务引起的区域性脑血流量的平均增长百分比及其平均分布区域。 左图：左半球，基于六个试验对象的数据。 交叉阴影区脑血流量增长的统计显著水平在 0.0005(t 检验，单侧检验显著水平)；斜线阴影区，$P<0.005$；其他区域，$P<0.05$。 为功能和解剖鉴别考虑，区域性脑血流量的平均增长百分比和标准误差列于如下：辅助运动脑区，10.1±5.2；上前额叶后部，21.9±2.6；上前额叶前部，16.3±4.2；前额叶眼区，20.7±3.4；中前额叶后部，14.9±3.2；中前额叶前部，24.4±4.7；中前额叶前部，19.5±4.1；布罗卡脑区，11.7±2.0；运动口，12.4±3.1；侧枕叶，27.8±2.6；上枕叶，17.4±5.4；下颞叶后部，13.7±3.6；顶-颞-枕联合区，15.0±4.3；上顶叶后部，29.7±4.1；其余后顶叶区域，8.7±4.6。 右图：右半球，基于两个试验对象的数据。 (Roland and Skinhhøj, 1981, with permission Elsevier Science Publishers.)

许多在人脑半球后部呈现的增长和在恒河猴视觉区的发现有良好的对应关系(图 6.4、图 6.5 和图 6.6)。 在下颞叶(布劳德曼 20 区和 21 区，图 4.4)，尤其是右侧(14%)，区域性脑血流量有相当程度的增长。 人脑两半球和图 6.4 中的 V2 区、V3 区和 V4 区对应的各脑区的区域性脑血流量也都有增长。 人脑中看上去和图 6.6 中 MT 区对应的脑区的区域性脑血流量在左侧增长了 15%，在右侧增长了 42%。 罗兰对上顶叶后部左右侧区域性脑血流量分别有 30%和 36%的增长感到惊异，我倒是觉得基于芒卡斯尔及其助手们的实验结果(Mountcastle *et al.*， 1975， 1984)，这样的增长是理所当然的，因为布劳德曼 7 区(图 6.6 中的 PG 区)的神经元与视觉空间关系和形状识别有关。

两半球前额叶的大量脑区呈现区域性脑血流量增长是出人意料的发现。 前额叶眼区血流量的增长在意料之中，左侧为 21%，右侧为 36%。 然而，此外其他几个前额叶脑区的血流量也有可观的增长，这些脑区看来涉及意守和集中注意力的功能，也参与听觉和体感信息的分辨和判断(Roland and Skinhhøj， 1981)。

图 6.9 所示为当试验对象作另一个不同实验任务时，其区域性脑血流量的分布情况(Roland and Friberg， 1985)。 试验对象处于闭目休息状态，其实验任务是想象沿熟悉的路径旅行并对逐次相继出现的景色在脑中做形象化想象。 遗憾的是，放射性氙技术无法测量大部分枕叶的区域性脑血流量，但正如预料的那样，两半球的下颞叶对执行特征检测任务都呈现有神经活动。 同时，两侧的 MT 区和 PG 区对执行涉及运动和空间视觉任务都呈现神经兴奋。 前额叶有相当广泛的区域性脑血流量增长，这可能和视觉记忆任务有关。 然而，我们也没有必要认为所有这些脑血流量增加主要都是由这一视觉任务引

发的。这些前额叶脑区彼此之间多有紧密联接，心理—视觉任务在某些脑区引起的最初活动可能会引发其他脑区第二波或第三波的神经活动。重要的是要认识到，某些视觉记忆任务会引发前额叶的广泛兴奋。

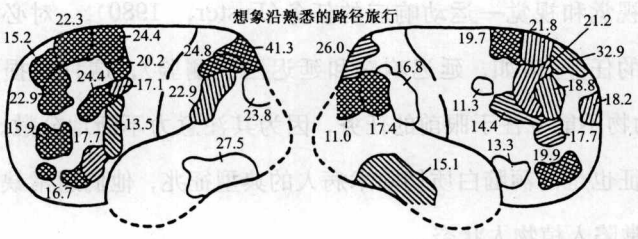


图 6.9　正文所述视觉记忆任务引发的区域性脑血流量的分布图。（与图 6.8 类似。）（Roland and Friberg, 1985. with permission Amer. Physiol. Soc.）

遗憾的是，我们无法在猴身上做这类区域性脑血流量实验，因为这样的实验要求试验对象一心一意地集中注意力达 40 秒之久，这对猴来说是太长了。但猴的前额皮层参与记忆处理过程则早已不是新闻。比如，延迟响应实验中，即使在等待期间有其他干扰，猴必须保持住对装有诱饵的器皿的视觉记忆（对该议题的完整概述，参见 Fuster, 1980）。一种相关的响应叫作关联性负变（contingent negative variation，简称 CNV）*，这是在一个刺激告知试验对象随后到来的另一个刺激和某种奖励相关的情况下，在试验对象前额叶发生的电位变化。由于前后两种刺激都可以是视觉刺激，这就证明了猴是对视觉刺激作反应而引起前额叶有广泛神经活动的。单电极记录对这种前额叶响应的位置和强度留下了实证（Fuster, 1980）。其实，CNV 最早是在人类试验对象的头皮脑电图中观察到的。前额叶

* 这是一种缓慢负电位，反映了与预备和期待有关的认知过程。——译者

的 CNV 神经活动和图 6.8、图 6.9 中所示的大范围区域性脑血流量的增加呈正相关。我们因此得出结论，就前额叶神经活动而言，猴如果不是定量上也至少是定性上和现代人相似。

猴前额皮层脑损伤会导致其不能执行学习和行为任务，而且通常是涉及视觉和视觉—运动响应的任务(Fuster，1980)。对必须作行动选择的任务(诸如，延迟响应和延迟匹配测验)，这种缺损尤其明显。动物不能专注于眼前的任务，因为其注意力不断地分散。这样的综合征也是前额脑白质切除术病人的典型征兆，他们通常缺乏内驱力，经常陷入植物人状态。

6.7 视觉的进化

我们可以得出以下的一般性结论：各种各样的视觉任务在枕叶、颞叶、顶叶和额叶引起的神经活动，在人类和包括类人猿、恒河猴和猫头鹰猴在内的灵长类动物之间，有着明显的相似之处。当然要记住的是，视觉任务在人的大脑皮层中引发神经活动的区域要较猴脑广泛得多。看来，在古猿向人进化的起始，视网膜和经外侧膝状体到初级视觉皮层的视觉通路(图 6.1)已经完全达到了人类的发展水平。恒河猴的初级视觉皮层(V1)占其整个大脑皮层的百分比要比人高 4 倍。尽管对古猿大脑皮层的视觉系统没有作过详尽的比较研究，我们没有理由认为它们和猴有多少差别。

基于迄今掌握的证据(见图 6.8 和图 6.9)，人类的前纹状皮层区和恒河猴的(图 6.4、图 6.5 和图 6.6)看上去有良好的对应关系，但同时，人的该脑区要大许多，甚至占整个大脑皮层的百分比也要高不少。有意思的是，回想一下托拜厄斯和霍洛韦(见 2.2 节、2.3 节)所作的观察，他们发现能人乃至早到南方古猿的上顶叶已变得相当饱

满。这一脑区可能对应于芒卡斯尔及其助手们所研究的、涉及运动及视觉的7区或PG区。这样的大脑进化发展很可能对二足行走种群的进化有特别重要的意义。

因此，在人猿进化的起始，一个极为有效的视觉系统就已经到位了。尽管人类大脑整个视觉皮层的体积要比古类人猿大三倍以上，视觉皮层的设计和性能可能并没有任何根本的进化发展。类似地，如第3章所论，中枢神经系统的运动系统到肌肉伸缩的机制在人猿进化起始时就基本上已经是现代人的水平了。从化石记录发现的唯一进化改良就是拇指控制机制的精巧设计，到直立人年代古猿已能作精确的拿握动作(3.5节，图3.18)。但能够精确地拿握对制作最精巧的梭鲁特工具来说只是一个必要条件(参见6.8节)。

如果在人猿进化起始时，古猿的视觉和运动神经系统已经完全进化到了现代人的水平，那么我们不禁要问：为什么古猿没能具备石器文化极早期的技术技能呢？由于前额叶高强度地参与概念性任务(图6.8、图6.9和图7.14)和专心注意力，答案可能是古猿的前额叶还有所欠缺、不够发达。对猴和人的脑损伤病例的研究表明，前额叶缺损会导致动机的丧失。这样，对石器文化在能人到现代人长达100多万年的进化过程中为何发展如此缓慢，我们因此可能对个中缘由有所洞悉(图6.10)。

由于前额叶还没有完全发育丰满，古猿可能缺乏动机和专心注意力。它们可能满足于手头现有的石器工具制作工艺长达几十万年之久，就像能人及其奥杜瓦伊文化那样(图6.10a)。估计当时可能处于一个进化平衡态。随后的阿舍利文化带来了一些新的发明(图6.10b)，推测大概是遗传进化到直立人的结果。工具的制造有所改进，同时又发明了新的工具。通过教会下一代制造工具，这样的进

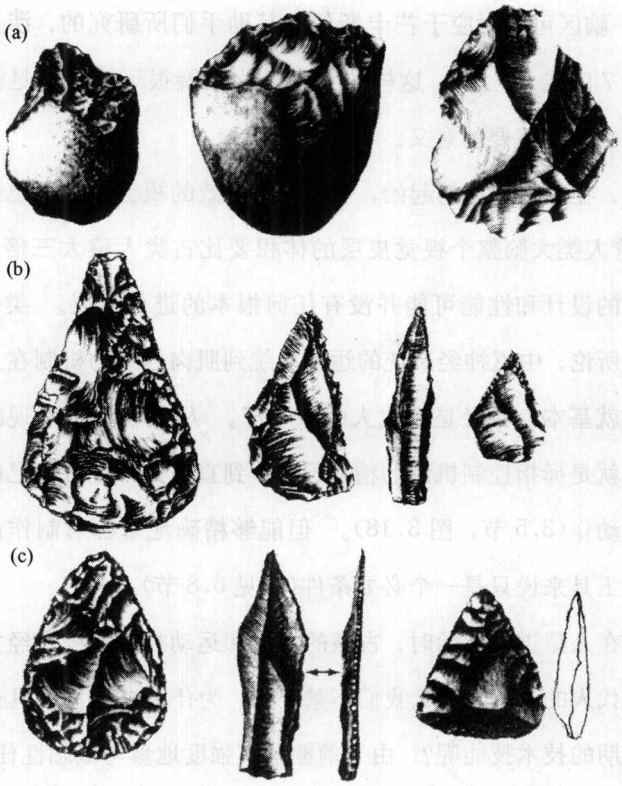


图 6.10 (a)石器。100 多万年前由能人制作的两枚砍砸器和一枚手斧。(b)距今 100 万年到 40 万年间，直立人制作的切凿出来的手斧、刮削器、石叶和尖状器，属阿舍利文化的风格样式。(c)距今 10 万到 5 万年间，尼安德特人的手工制品，这些刮削器、尖状器和薄刃石片，不是用修琢工艺，而是用剥片工艺制作出来的，属莫斯特文化的风格样式。(Bordes, 1968.)

步得以无限期地保存下来。因此，一个新的石器文化时代得以诞生，而且可能长期持续下去。古人类学上甚至是以石器文化的名称来命名古猿的各个进化阶段的：能人以奥杜瓦伊文化出名，直立人以阿舍利文化闻名，尼安德特人则以莫斯特文化知名(图 6.10c)。以这样为数不多的发明，每个时代得以延续几十万年。我们是否可以把这样的缓慢进程归咎于前额叶进化发展的不足和功能的低下(估计边缘系统大概也从中作祟，尤其是杏仁核的正中部，见第 5 章)呢？我

们现在先对石器文化的历史作个简述。

6.8 石器文化的进化

就人猿进化的绝大部分时期而言，当时的文化成就留下来的唯一证据就是绵延不断的石器文化。前文中已提到，我们确信南方古猿已经具有相当发达的木器文化，只是木器不会留下化石痕迹，同时有些证据表明南方古猿也使用骨头、兽角和带齿的颚骨作为工具。

最早的石器属于奥杜瓦伊文化(图 6.10a)，出于能人之手。这些工具是将小石块粗略敲凿而成的，凿出的窄边可用于切、割和刮等用途。

在直立人进化的后期，石器制作技术有了极大的改进，即所谓的阿舍利样式(图 6.10b)。手斧加上几件刮削器和尖状器可组成相当不错的成套工具匣，用来屠宰动物尸体和加工准备易于进食的肉食是相当得力的。阿舍利样式随着直立人和前尼安德特人的扩散迁徙而得以广泛传播。

所有石器工具中最为众所周知的是出自尼安德特人之手的、用剥片工艺制作出来的莫斯特样式石器(图 6.10c)。该工艺对精选出来的石头，用石锤非常小心地敲凿，逐层剥落石头的薄层，从而成型为各种各样有用的工具。除了做工考究的砍砸器外，还有刮削器、尖状器和薄刃石片。这些工具不仅可用于屠宰动物，还可用来加工兽皮、并将兽皮缝起来做成衣服，这对度过几个冰川期的恶劣气候是非常必要的。

所有石器工具中最精美的是距今 4 万年前现代人的工具匣。克罗马农和梭鲁特时期的石叶文化(blade culture)，其呈薄刃状的工具切凿加工得非常精细。最为精美的是月桂形石叶，但考虑到其艺术

价值，恐怕从来没有真的当作工具使用过。

德·拉姆利(De Lumley，1969)描述了距今40万到30万年前位于法国南部和西班牙的古人栖息地的建筑构造。首先，一圈基石清楚可见，推测上层构造是木制的，所建成的工作庇护场所大约10米长、5米宽。而在非洲奥杜瓦伊地区古猿栖息地发现的建筑基石则可追溯到200万年前(Stebbins，1982)。

6.9 骨板雕刻

随着石器文化的进化，石器的设计和制作工艺愈加完善。我们可以将此归因于靠狩猎采集为生的群落对工具的实际需求。他们肯定对给他们带来物质富足的不断改进的设计和精湛的工艺相当珍惜。

对旧石器时代晚期现代人(大约距今3万年)的考古研究又有一个惊人的发现：当时的古人已经发明了一套观测、抽象和记录的认知系统。图6.11a所示为在法国布兰查德地区发现的压骨板照片的细节，刻在骨板上的复杂符号系统清晰可见(Marshack，1985)。从图6.11b所示细节可见，骨板上刻的是二又四分之一个月份期间月相的序列变化。为刻画如此微小的代表月亮的图案，而且每组图案随月相周期变换图形，雕刻该骨板的古人肯定使用了多件非常精巧的工具。按蛇形线排列的几组图案累加起来形成对两个多月月相周期的记录。在随后的1万年，迄今尚未发现可与之媲美的人工制品。这些靠狩猎采集为生的早期“天文”观察者用象形图案记录了月相周期的规律性，可谓是开天辟地的创举。这样的记录可能对靠狩猎采集为生的古人有相当的实用价值，他们非常注意季节的变换以及动物的行为，而且对安排祭奠和定期的群落团聚也很有用。可见，这些早期现代人已经认识到天体运行有着某种规律，而且试图在他们的社会

里确立某些顺序条理规则。

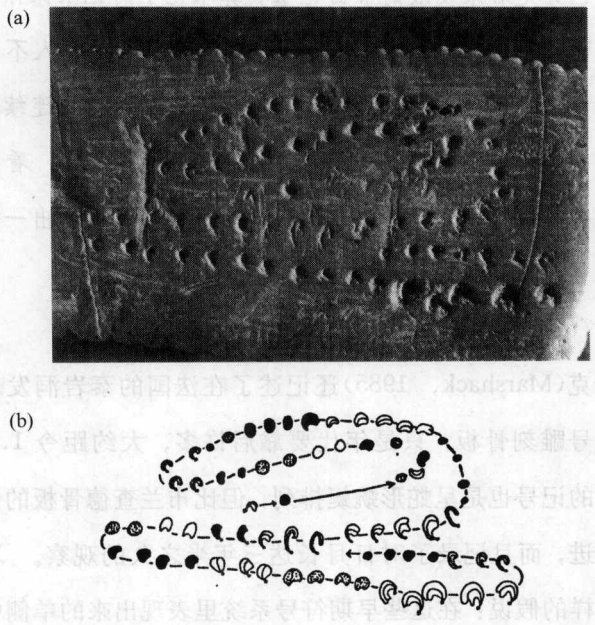


图 6.11 (a)出土于法国布兰查德地区的压骨板。骨板上的刻纹是用不同种类的工具和以不同样式的雕刻手艺完成的。(b)骨板上刻纹的示意图：在相当狭小的面积内，沿蛇形线逐次刻下长长的序列信息。(Marshack，私人通信。)

布兰查德骨板雕刻记录的是非算术形式的月相观察记号。蛇形线的各个轮回代表月相变换的不同阶段：满月阶段在左侧，新月和娥眉月阶段在右侧，半月(上弦月和下弦月)则位于中间。而且该记录是在当时作观察的数月间刻制的，而不是事后凭记忆刻制的。正如马沙克(Marshack，1985，pp.24—25)所说，

> 这些记号不是书面记录，因为各个符号单元和符号集合都是非语言性的。这些记号也不是算术性的，因为尽管各个符号集合及其组合是定量性的，但并没有对它们作计数与求和运算。

> 尽管如此，涉及构造和按顺序来排列一组符号的解决问题的过程，已经是后来发展的书面记录和算术化了的记录保存的初级形式，而且处于同一个量级。……雕刻该骨板的古人不仅留下了月相圆缺的图像，而且制作了一幅反映时间本身的连续性和周期性的抽象化了的图像。属同一文化的任何一个人，看到这样的图像并知道惯例，就多半能从蜿蜒曲折的图案里看出一幅反映时间的连续性和周期性的图像。

马沙克(Marshack，1985)还记述了在法国的泰岩洞发现的非常相似的记号雕刻骨板，只是年代要靠后许多，大约距今 1.1 万年。该骨板上的记号也是呈蛇形蜿蜒排列，但比布兰查德骨板的记号更为复杂和先进，而且记录了对日月长达三年半之久的观察。马沙克因此提出这样的假说：在这些早期符号系统里表现出来的单侧(脑半球)化的、神经性的、以视觉为导向的排序和抽象的能力和运作过程，为随后而来的算术、天文学和几何等其他符号系统所用。

6.10 视觉—构创脑区

大脑皮层的语言脑区是最先基于脑损伤研究、随后又通过彭菲尔德和罗伯茨的电刺激实验确定下来的(Penfield and Roberts，1959)，但视觉—构创脑区并不像语言脑区(图 4.3)那样有清楚的定义。然而，对引起精神性运动不能症(apraxia)(9.2 节)的脑损伤的研究以及近来对接受大脑连合部切开术的病人(9.6 节)的研究发现，视觉—构创脑区大多位于大脑右半球，集中在下顶叶脑区(图 9.1)。其主要的定位大概位于布劳德曼 39 区和 40 区，解剖定位上正好和位于大脑左半球的韦尼克语言脑区呈镜像对称。这些假定的视觉—构创脑区和

位于大脑另一侧的语音分析脑区在进化上可以说是同步发展的。就大脑新皮层功能的不对称性怎样由于避免了左右半脑的重复性而增强了大脑的功能负载，这可能是一个极好的例子(9.7 节)。

托拜厄斯(Tobias，1981a)曾就涉及视觉—构创的生理回路作了图示(图 6.12)。图 6.12a 所示为创造和使用工具时各有关组成成分间的互动关系。我们在第 4 章里论述了运动神经系统，本章则论述了视觉神经系统。脑和工具之间的交互箭头代表了在工具设计和制造过程中所涉及的思想过程。图 6.12b 所示为一个更为复杂的示意图，强调了脑、文化和语言这几个成分。该图表现的已经远不仅仅是一个简单的工具文化，而是包括了一个具有高度发达文化(包括语言在内)的社会里的复杂人际关系。

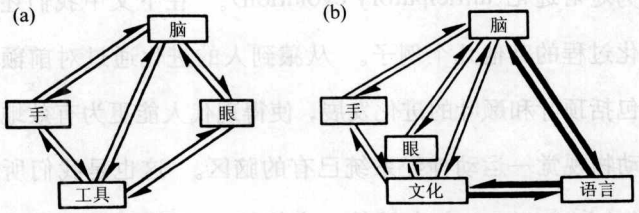


图 6.12 (a)由三个生物成分和一个文化成分组成的正反馈系统。就文化进程而言，这个代表进化早期阶段的回路运行于一代人的时间范围内，不一定代代相传。(b)改进了的跨代反馈系统，增加了语言这一由生物因素确定的本领，这个新加的成分使生存价值的文化信仰和实践得以代代相传。在这样的自催化系统中，语言被认为是起了主导支配作用。(Tobias，1981a.)

6.11 造型艺术中的创造性

斯特宾斯(Stebbins，1982，pp.363)说："现代人类社会在定性上与定量上都和所有现存的动物社会不同。"他指出了三个人类独有的新特征：工艺(artisanship)、时间序列关联意识(conscious time-binding)和想象思维(imaginal thinking)。工艺是人类惊人的视觉—

构创能力的基础。时间序列关联意识最早呈现在月相骨板雕刻(图 6. 11)中。想象思维则表现在最精美的石器文化里，比如月桂形石叶，工匠得预先在燧石原坯上想象要雕刻什么。我们必须认识到，所有人类专有的创造性，除了和右侧顶叶有关以外，也依赖于前额叶(可能还包括和边缘系统的联合)。所以，图 6.12b 中的“脑”是以非常复杂的方式在运作。

最完美的石器工具是高等原始人类视觉—运动神经系统的杰作，给人留下了非常深刻的印象。我们可以把工具文化看作是造型艺术创造性的起点。

就人类造型艺术的伟大成就而言，我们只是对猿人进化之前人猿首科动物脑已有的脑区有了更有效的使用。我们可以把这样的进化过程称为*超前进化*(anticipatory evolution)。在下文中我们还会谈到这种进化过程的其他几个例子。从猿到人的进化通过对前额叶以及可能还包括顶叶和颞叶的进化发展，使得现代人能更为有效地使用人猿首科动物视觉—运动神经系统已有的脑区。这也是我们所谓的*非均衡进化*(disparate evolution)的一个例子。尽管视觉—运动系统的某些部分早已完全完成了种系发育，但要等到顶叶和前额叶脑区随后而来的进化发展到位以后，其潜能才能充分地发挥出来。

我们可以认为，第 3 章和本章里讲述的视觉—运动神经系统已经进化到了超出猩猩对这些脑区加以充分利用的能力。然而，这一奇妙的神经系统作为古猿发展精神需求的生物载体是再好不过的了。这一非常缓慢的进化过程表现在工具文化的演进变迁中，并且最终在现代人的创造性活动中开花结果。有马格德林期(欧洲旧石器时代的最后期)的岩洞壁画和小型雕塑，经中石器时代到新石器时代，再到苏美尔人的第一个伟大文明为证(Hawkes，1976)。

包括建筑、雕塑、雕刻、陶瓷、绘画、玻璃器皿、家具、织锦、地毯等在内的广义造型艺术，是识别和衡量全人类文化的主要依据。某些造型艺术(尤其是雕塑和绘画)含有一个具象主题，但表象符号对造型艺术则更为重要。即使早在拉斯科岩洞壁画里，所画的动物是具象的，而人形则是符号化了的条棍状，就像在现代儿童画里常看到的那样。

谈及审美体验在创作和评价造型艺术中的作用时，鲍姆加特纳(Baumgartner，1986)强调了脑的可塑性或学习能力所扮演的中心角色。在第7章和第10章讨论文化进化作为我们人类进化的基础时，将对此作进一步的考虑。在人类进化的巅峰，学习是渐趋丰富的文化生活的关键。审美既有智力价值也有情绪价值，前者特别依赖于前额叶皮层(第9章)，后者则依赖于边缘系统(第5章)。这两个系统是紧密相联的。鲍姆加特纳得出结论，

> 视觉系统的功能组织导致对周遭环境以一定的神经活动动态模式作出表达。从而为我们构造了一个实象，后者符合我们与物质世界之间的互动经验。我们所偏好的、认为是美丽的或令人喜爱的事物可能是与我们视觉系统的处理规则有最佳匹配的那些视觉输入。这些处理规则事先已经确定。然而，在按一定的常规通过学习积累的丰富视觉经验的范围内，这些喜爱偏好是可以改变的。(Baumgartner，1986，p.813)

就同一论题，波普尔更明确地指出，

> 任何一个油画家的作画过程通常都惊人地相似。他先在油

画布上加上一个色点，然后后退几步揣摩其效果，他不是接受这个色点，就是否决这个色点重新再来。就我在这里想作的讨论而言，他是在和所画的实物作比较，还是在和他内心的画面作比较，或者仅仅是满意或不满意其效果，都无关紧要。重要的是冈布里奇(Gombrich，1960)描述这一事实时曾用过的一个短语"先做后比"。这个短语适用于每一个选择过程，尤其是提出假设和检验假设的方法，后者包括感知，尤其是完形知觉(Gestalt perception)。当然，"先做后比"也适用于达尔文的进化选择。许多新遗传变种形成在先，环境对它们作出选择在后，从而实现变种和环境的相匹配。环境所起的作用是间接的，因为在环境能发挥其作用之前，一个部分随机的过程先得产生或制作出能让选择或匹配过程随后发挥作用的素材。(Popper，1987，p.146)

本书讨论的是进化，甚至论及文化进化，但要对创造性艺术的各个伟大历史阶段，哪怕只作一个简短的概述也不可能作得妥帖。我们只要讲到所谓伟大艺术的起始开端就足够了。对其后的人类各种族的创造性艺术有极大量的学术研究文献可寻。比如，汤因比(Toynbee)曾列出人类八大文化纪元：苏美尔人、埃及人、中国人、印度人、伊斯兰人、希腊人、欧洲人和美洲印第安人。

第 7 章　学习记忆的进化

本章中标有边线的段落也相当重要，但初读时可跳过。

学习本质上是大脑的存储过程，记忆则是从大脑的存储“数据库”恢复所存信息的过程。大脑有两种不同形式的学习和记忆，尽管在很多场合两种形式可能同时使用。第一种是运动学习和记忆，包括学习所有技能动作，甚至包括站立和步行(正如我们在第 3 章里已经见证的)。第二种是所谓的认知学习和记忆，包括所有的感知、想法和语言表达，事实上包括了所有文化表现形式的总和，也就是图 4.2 所列的世界Ⅲ。在我们试图对涉及所有类别人类记忆的大脑皮层机制作描述和推测前，首先对其进化起源加以考虑是很重要的。

7.1　类人猿：古人猿的模特儿

人类作为一个物种的惊人成就是其脑的进化发展的结果。正是人类脑的进化使其开始使用工具，制作工具，具备用逻辑推

理来解决问题的能力，能进行体贴关心的协作以及产生人类的语言。黑猩猩在生物学上与人最显著的相似点之一是其脑的结构。黑猩猩以它能作简单推理的能力，表现出比任何其他现存哺乳动物更接近于人类的智能。现代黑猩猩的脑大概和几百万年以前控制最早期古人猿行为的脑没有多少差别。（Goodall，1971，p.243）

在她精彩的《黑猩猩在召唤》（*In the Shadow of Man*）一书（Goodall，1971）中，古多尔讲述了她对坦桑尼亚贡贝河流域自然保护区自然栖息条件下大约50只黑猩猩的独特研究。该研究持续了许多年，每只猩猩都起了一个名字，我们因而对这组黑猩猩里的每一个成员获得了第一手材料。在这个纯母系社会里，婴儿从小到大都一直由母亲看护抚养。在这个滥交的社会里，黑猩猩并不知道父子关系的存在；它们并不了解是交配导致了怀孕和分娩。

和人类相似，黑猩猩的新生婴儿不能自理，尽管其大脑体积大约是成年黑猩猩的60%，要比人类婴儿的26%高许多（表5.2）。对母黑猩猩来说很难抱着婴儿爬树做窝。但很快地，婴儿就学会了抓牢母亲的毛发。但要到五个月大时才学会骑在母亲的背上。大约两个月大的时候，婴儿已经在学习看东西和伸手拿东西了，这要比人类婴儿早许多。三个月大的时候已经学会了一些运动协调，五个月时已能迈出第一步并开始能攀缘，这又要比人类婴儿早了许多。黑猩猩婴儿的一个早期学习过程是学习在树上筑供晚间休息用的巢。八个月大的黑猩猩已经开始学习这个重要的技术了，只是在头几年内还没有真的造巢，而是更像小孩在玩耍游戏。母黑猩猩是所有这些早期学习的教师，但黑猩猩幼儿追随其母亲的左右靠模仿来学习，才八个

月大的黑猩猩甚至作出要和一个雌性猩猩性交的动作！ 长到三岁时，母亲才首次教孩子如何使用工具：把短棍插入白蚁窝将白蚁幼虫钩取出来食用。 但黑猩猩幼儿断奶后由其母亲继续照看一两年直到大约五岁。 同时黑猩猩幼儿从其他年幼和年长的黑猩猩那里也有不少行为学习，年长雄性黑猩猩对年幼者的不当行为以拳脚教训。 但母亲还是随时在旁边提供帮助。

听古多尔讲述黑猩猩的故事，不禁使人意识到，就原始的生活方式而言，黑猩猩的青少年期和现今仍生活在原始部落里的人类的青少年期没有太大差别。 但一个很大的不同是，人类原始部落的男性成员，尤其是父亲，参与对男性青少年成员的教育。 而雄性青少年黑猩猩则一直要等到 7—8 岁青春发育期时才离开母亲，试图加入雄性社会，而后者并不欢迎它们的到来，只是勉强容忍它们而已。 雄性青少年黑猩猩必须举止低声下气，如果被欺负得过头了还得靠母亲的干涉来保护自己。 黑猩猩的雄性社会情绪激昂、关系复杂，但极少导致严重伤残。 最终在大约 15 岁时，雄性黑猩猩才完全成熟，并开始参与角逐群体的统治地位。 而雌性黑猩猩在 8—9 岁时进入性成熟期，性生活非常活跃，在 11—12 岁时已产下首胎。

尽管黑猩猩的青春发育期(图 5.5)没有人类的那么长，但其不同寻常的持续时间反映了对复杂社会的长期学习过程。 黑猩猩之间通过各种各样的手势姿态和至少 14 种可辨认的呼叫声作互动交流。 似乎部落里黑猩猩之间单以嗓音就能分辨每个成员(Goodall, 1971)。 但黑猩猩的呼叫声起到的交流作用最多也只是语言的两个较低层次的功能(见图 4.1)，即表达自己的情绪状态和传达有关食物、食肉动物天敌和其他动物群落的信息等。 而即使是当今最原始的现代人也喜欢对发生的事件和他们的所作所为的细节津津乐道，相比之下，黑猩

猩之间的交流可算是非常贫乏。

库美尔在自己和古多尔撰写的文章(Kummer and Goodall, 1985)中曾猜测，原始人之所以必须从类人猿有所进化，是因为后者有像现代黑猩猩那样的本能行为缺陷。精神活动的灵活性和学习能力是至关重要的，尤其是对创新能力而言。具有这样天性的种群在自然选择的进化过程中才会有好运。

对自然栖息条件下的黑猩猩的研究也可以结合实验测试的方法。门泽尔(Menzel, 1984)对青少年黑猩猩的实验研究和古多尔的观察研究相辅相成。门泽尔的黑猩猩栖息于一个有植被覆盖的相当大的封闭区域内，可以自由活动。某些实验测试里，实验人员甚至把青少年黑猩猩装在箱子里背着走来走去，以模仿它们在母亲背上的正常发育过程。实验证实青少年黑猩猩具备非常好的物体和空间记忆能力，能注意到自上次在某处逗留以后哪些物体挪动了位置。

> 看上去像是黑猩猩每天对封闭区域内几乎每一个有一定尺度的物件的外观和特定位置都作了学习和记忆，而且和各个物件是否与强化刺激(比如食物)有关联不相干。(Menzel, 1984, p.513)

黑猩猩学习的有效性在下述实验里体现了出来：实验人员背着其中一只黑猩猩，向它指明多至18处藏有食物的地方，然后把它送回笼子和其他黑猩猩关在一起，稍后所有黑猩猩被从笼子里放出来，在封闭区域内自由活动。这个预先得到食物所在地信息的黑猩猩非常有效地找到了几乎所有隐藏的食物，而且是沿着它自己挑选的、和实验人员原先所走的路径不同的恰当路径找到的，这表明黑猩猩只经过

一次展示就能完成有效的空间定位的学习。不出所料，其他没有预先得到食物所在地信息的黑猩猩只有跟着这只黑猩猩才能找到食物。这样的实验表明，预先得到食物所在地信息的黑猩猩在其大脑里构筑了有关生活区的地图，而且标上了藏有食物的地方。对黑猩猩的空间记忆应该作更多的研究，因为这样的本领和人类的行为特性是在一个量级上的。对黑猩猩学习能力的实验测试导致了更精确严谨的实验研究，尤其是黑猩猩学习使用某种符号系统来作“语言”交流的实验研究。

这类研究的一个前奏是对黑猩猩婴儿怎样学会适应在友善的拘禁环境里生活的方式所进行的研究。W · N · 凯洛格和 L · A · 凯洛格(W. N. Kellogg and L. A. Kellogg, 1933)详细描述了他们为收养一只名为卦(Gua)的年轻雌性黑猩猩而精心设计的过程。他们试图在正常家庭环境里像抚养人类幼儿那样来抚养卦。对卦的训练是自然附带着进行的，和人类幼儿的学习过程一样。看来他们取得了惹人注目的成功。B · T · 加德纳和 R · A · 加德纳(B. T. Gardner and R. A. Gardner, 1985)谨慎地仿效了同样的过程。一只名为娃舒的幼年黑猩猩于 1965 年在非洲被抓获，大约 10 个月大时进入加德纳实验室，随即它开始了长期的自然附带学习过程。娃舒被按人类幼儿的行为规范来教养，唯一的不同之处是它生活在以手势语作为唯一交流手段的环境里。之所以选择手势语作为交流手段是因为早先教幼年黑猩猩口语的尝试都失败了。娃舒学会了用杯子喝水、坐在饭桌边用叉子和勺子吃饭、自己穿衣服和脱衣服以及自己上厕所。它有玩具玩，有玩具娃娃要它来关照。研究人员给它看小人书，用手语给它讲故事。最终娃舒必须经历生活方式的巨变，使自己适应和古多尔描述的野外生活完全不同的生活方式。娃舒的成功表现是对年

轻黑猩猩发达学习能力的强有力的证明，尽管这绝少是其遗传本能的产物。娃舒的青春发育期进展顺利，已学会用130种手势来打手语（第4章）。但此后，娃舒遭遇了严重的心理问题。它认为自己是人类的女儿，看上去它对自己生的两个黑猩猩婴儿很失望，两个婴儿都早早夭折了。

7.2 黑猩猩的认知记忆能力

我们在第4章里已经讲述了教黑猩猩用手势和符号来交流的多种不同的方法。借助于特别设计的技术，有关学术界对此类研究倾注了极大的心血。布朗曾生动地讲出了此间动机，

> 这样的研究到底有什么用？答案大概和我们作太空探险的理由一样。作为整个宇宙里唯一使用语言的物种是何等孤独。我们想教会黑猩猩说话，这样我们就可以问它们："喂，做黑猩猩是一种什么样的感觉？"（Brown，1980，p.88）

以同样的学习任务将人和黑猩猩加以比较是有意义的。列能伯格（Lenneberg，1975）用普列马克（Premack，1976）（第4章）设计的实验作了这样的比较。如图7.1所示，黑猩猩坐在磁性语言板前，代表符号的塑料片挂在语言板上。如第4章所述，一个名为萨拉的年轻雌性黑猩猩经训练后能非常有效地用语言板和实验人员交流。列能伯格（Lenneberg，1975）按训练萨拉的方式来训练高中生作同样的符号交流。高中生们很快就能学会并达到比萨拉低得多的犯错率。但是，高中生们却不能够把语言板上的单句翻译成英语。事实上，他们并没有领会到这些塑料符号和语言之间有任何联系，而是觉

得他们的任务是解答难题。 这不禁使人怀疑萨拉是否只是把整个操作当作是获得果汁奖励的手段。

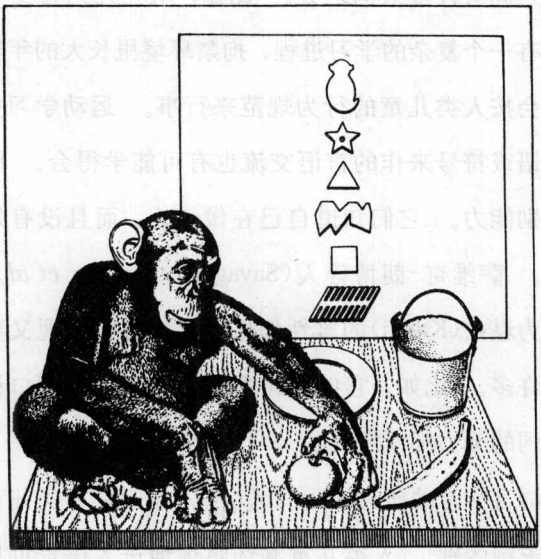


图 7.1 萨拉在读到语言板上的词句“萨拉、插入、苹果、桶、香蕉、碟子”后作出相应的动作。 为了能够得出正确的解释(它应该把苹果放到桶里，把香蕉放到碟子上，而不是把苹果、桶和香蕉放到碟子上)，黑猩猩必须领会句子结构而不仅仅是字词的排列次序。 在实际实验里，大多数塑料符号是带色的。 (Premack, 1976.) (From *Teaching Language to an Ape* by A. J. Premack and D. Premack. Copyright © Oct. 1972 by Scientific American Inc., all rights reserved.)

由于本章专门讨论学习问题，我们应该认识到，这些设计来示范黑猩猩交流沟通能力的实验系统的确展示了黑猩猩具备发达的认知记忆能力。 只要有周期性的强化，这样的记忆可持续多年。 从出生开始，认知记忆对黑猩猩从婴儿、幼儿、青少年直到成年的正常发育，以及最终被非常保守的黑猩猩社会所接受，成为其中的一员是至关重要的。

7.3 黑猩猩和人类学习之异同

第4章和本章前两节讲述的对黑猩猩学习的研究，揭示了黑猩猩和人类学习之间有许多共同之处。比如，从婴儿到青少年阶段对各种社会互动有一个复杂的学习过程，拘禁环境里长大的年轻黑猩猩能够很好地学会按人类儿童的行为规范来行事。运动学习完成良好，某些用手势语或符号来作的言语交流也有可能学得会。黑猩猩有很强的物体识别能力。它们知道自己在做什么，而且没有果汁奖励也有兴趣去做。萨维奇-朗博等人(Savage-Rumbaugh *et al.*, 1985)描述的一只名为堪兹(Kanzi)的雄性俾格米黑猩猩的表现又要比一般的黑猩猩高明许多。比如，它能在相当程度上领会英语口语，但它试图发英文字词的努力却没能成功。

这些对语言学习的研究使我们认识到，语言是人类儿童和年幼黑猩猩之间的关键区别。人类儿童满怀热情地进入语言世界，很快就学会了构筑语法正确的语句。而且不停地询问各种问题来学习周遭世界。特勒斯强调了语言在人类学习和记忆中的关键作用。他指出，

> 大多数有关人类记忆的研究均使用言语刺激。即使在使用非言语刺激的情况下，言语助记术和控制过程也可能帮助了记忆。在没有这样的助记术和控制过程的情况下，假定动物能从言语上复述所给刺激或者认为动物和人类的编码过程多有类似之处，这是过于鲁莽草率了。看来动物认知过程受到其生物学限制的局限可能比人类大得多。(Terrace, 1985, p.126)

如本章随后几节将要讲述的那样，类人猿经进化(比如黑猩猩)，一个

高度进化了的负责学习和记忆的大脑机制已经成熟，并为进一步的发展作好了准备。但人类的表现则是在另一个量级上。黑猩猩的行为表现不会超过一个3岁人类儿童的水平。而人类成人的行为表现则无与伦比地高于类人猿，而且借助于所有以书本、计算机存储器或数学符号等永久存储方式记载下来的知识，人的行为表现贯穿其一生都在不断地发展。

7.4 脑容量和记忆的关系

通过衡量与认知和运动学习有关的脑区的尺寸指数，我们可以对人猿进化引起的大脑变化有所认识。如表3.1和表5.1所示，斯蒂芬及其助手们发表了他们对多种灵长类动物的大脑脑区尺寸的测量结果。

表7.1列出了和认知记忆有关的大脑脑区相对于无尾猴的尺寸指数。长臂猿的尺寸指数要高于其他类人猿，但这可能是由于尺寸指数是相对于其较轻的体重(仅5—8千克)来计算的。人类海马回的尺寸指数出乎意料地低(4.87)。但人类海马回最发达部分(CA1)的尺寸指数高达6.6，只是其余部分的尺寸指数要低许多：CA3是1.7，齿状带是2.8，脑下脚是3.3 (Stephan，1983)。正如预期的那样，各物种裂脑的尺寸指数与海马回尺寸指数的变化大致相平行。下一节讨论认知记忆(7.5.1节)时我们还会参考表7.1。

表7.2列出了和运动学习有关的大脑脑区相对于无尾猴的尺寸指数。除了黑猩猩的新皮层外，长臂猿的尺寸指数和表7.1一样，要高于其他类人猿。表7.3列出了进出小脑皮层的各输入和输出神经通路相对于原猴类哺乳动物平均值的尺寸指数。进化过程中，小脑两半球和大脑两半球呈同步发展，只是前者的速度要慢许多(Matano

et al., 1985a)。VPO区的绝大部分参与大脑—小脑神经通路，人的尺寸指数因而高达9.44。来自小脑的输出神经通路经过外侧小脑核(LCN)，因此人的尺寸指数高达4.54，而类人猿尤其是长臂猿也高达2.80。相比之下，其他一些小脑核团MCN和ICN的尺寸指数相对于原猴类哺乳动物有所递减。长臂猿的高指数的部分原因可能在于其较轻的体重。但同时，作为卓越的树栖动物，其小脑以及输入、输出神经通路在进化上高度发达也是合情合理的。在7.5.2节讨论运动学习时我们还会参考表7.2和表7.3。

表7.1　和认知记忆有关的脑区的尺寸指数(以无尾猬的尺寸指数为基准)

	裂脑	海马回	间脑	新皮层
无尾猬平均值($N=4$)	1.00	1.00	1.00	1.00
食虫类哺乳动物平均值($N=50$)	1.68	1.75	1.56	2.65
原猴类哺乳动物平均值($N=18$)	2.80	2.91	5.56	20.37
猴平均值($N=23$)	2.23	2.64	8.00	48.41
长臂猿	3.89	5.07	10.90	65.58
大猩猩	1.45	1.72	6.43	48.32
黑猩猩	1.81	2.18	8.39	71.73
类人猿平均值($N=3$)	2.38	2.99	8.57	61.88
人($N=1$)	4.43	4.87	14.76	196.41
N = 亚种数目				

(引自与斯蒂芬等人的私人通信，1988。)

表7.2　和运动学习有关的脑区的尺寸指数(以无尾猬的尺寸指数为基准)

	小脑	间脑	纹状体	新皮层
无尾猬平均值($N=4$)	1.00	1.00	1.00	1.00
食虫类哺乳动物平均值($N=50$)	1.64	1.56	1.80	2.65
原猴类哺乳动物平均值($N=18$)	4.64	5.56	5.99	20.37
猴平均值($N=23$)	6.20	8.00	10.12	48.41
长臂猿	9.76	10.90	15.41	65.58
大猩猩	7.95	6.43	8.41	48.32
黑猩猩	8.71	8.39	11.51	71.73
类人猿平均值($N=3$)	8.81	8.57	11.78	61.88
人($N=1$)	21.75	14.76	21.98	196.41
N = 亚种数目				

(引自与斯蒂芬等人的私人通信，1988。)

表 7.3　进出小脑皮层的各输入和输出神经通路的尺寸指数
（以原猴类哺乳动物平均值为基准）

	INO	VPO	CER	MCN	ICN	LCN	DIE	NEO
原猴类哺乳动物平均值	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
猴平均值	1.66	2.55	1.34	1.23	1.61	1.74	1.44	2.38
长臂猿	3.69	5.37	2.10	0.91	1.87	2.80	1.96	3.22
大猩猩	1.97	3.53	1.71	0.34	0.45	1.51	1.16	2.37
黑猩猩	2.20	4.53	1.88	0.37	0.61	2.23	1.51	3.52
类人猿平均值	2.62	4.48	1.90	0.54	0.98	2.18	1.54	3.04
人	4.14	9.44	4.69	0.79	1.06	4.54	2.65	9.64

INO＝下橄榄核；VPO＝腹部脑桥；CER＝小脑；MCN＝正中小脑核；ICN＝中间小脑核；LCN＝外侧小脑核；DIE＝间脑；NEO＝新皮层。

（引自与斯蒂芬等人的私人通信，1988。）

7.5　有关学习记忆的神经科学

为了理解人类记忆能力的进化发展，我们有必要先就目前对哺乳动物的认知和运动学习记忆的神经科学研究成果作一个概述。神经科学近来取得了极大的进展，但我们面前要走的路还很长。我们在第 3 章和第 6 章里已经看到，基础神经科学的研究对象是灵长类动物，它们的许多特征会被原始人进化过程中的一系列物种所继承。当然，原始人的进化过程肯定进一步完善了许多特征而最终达到现代人的非凡才能。本节的目的是以高级灵长类动物作为原始人进化的一个模型，来概述目前对类人猿脑功能的认识。

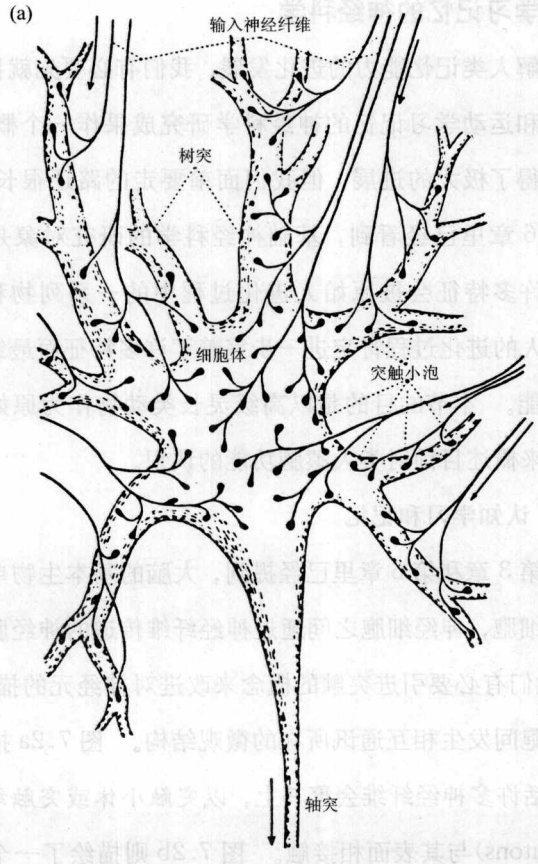
7.5.1　认知学习和记忆

我们在第 3 章和第 6 章里已经提到，大脑的基本生物单元是神经元或称神经细胞，神经细胞之间通过神经纤维传递的神经脉冲相互通讯。现在我们有必要引进突触的概念来改进对神经元的描述。突触是指神经细胞间发生相互通讯所在的微观结构。图 7.2a 描绘了一个神经元，包括许多神经纤维会聚其上，以突触小体或突触结（synaptic knobs or boutons）与其表面相接触。图 7.2b 则描绘了一个大脑皮层

锥体细胞，尤其是其顶端树突的分岔，以及神经棘上的一些突触终端，而神经棘上突触终端的实际数量数以万计。右侧放大了的兴奋性突触 a、b、c、d 示意图显示突触前小结充满了突触小泡(synaptic vesicles)，后者含有释放至突触间隙(synaptic cleft)的化学物质。

图 7.3b 显示一个神经元及其三个树突分岔，其中最长的分岔上绘有许多棘突触，其中之一放大在图 7.3a 里。有 2 个突触小泡正要释放至突触间隙里去，而实际数量大约有 30 个。

西班牙神经解剖学家卡哈尔(Ramóny Cajal)在 100 年前就已提出，学习是神经突触经激烈活动后得以加强的产物。随后几经波折



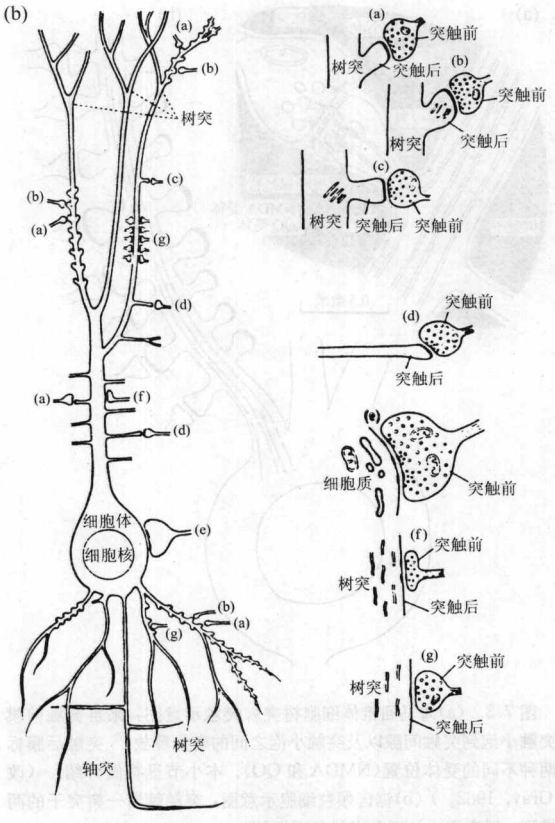


图 7.2　神经元上的突触终端。(a)示意图。(b)海马回锥体细胞示意图，顶端和基底树突的不同区域有多种多样的突触终端，以及细胞体上的抑制性突触终端。右侧是各种突触的放大细节。(引自 Hamlyn，1962。)

(见 Hebb，1949)，这一概念最终发展成了一个假说，我们在此作一个简介。

图 7.4 描述了对兔海马回的实验过程，该实验标志了对学习记忆的现代神经科学研究的开端(Bliss and Lømo，1973)。图 7.4(a)描绘了海马回的神经元结构，包括 CA1、CA3 和齿状带的神经元系统。

图 7.4 所示的经典实验结果显示，在齿状颗粒细胞胞外记录到的、由穿孔通路(pp)传到齿状颗粒细胞的单个刺激诱发的群体 EPSP

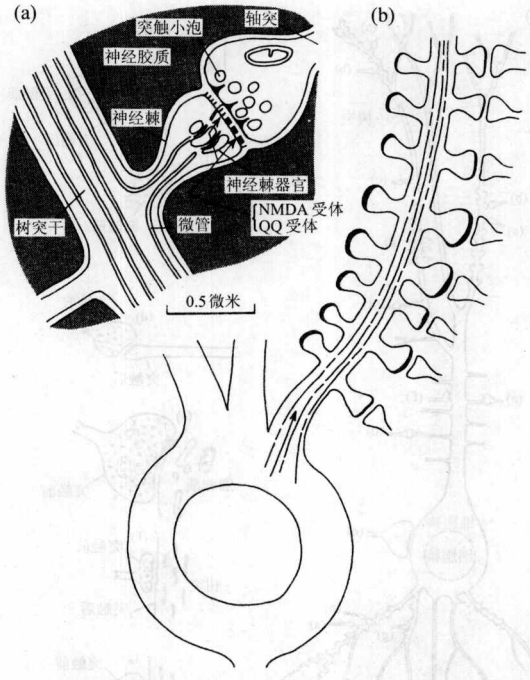


图 7.3 (a)海马回锥体细胞树突棘突触示意图：来自突触前膜的突触小泡到突触间隙以及突触小泡之间的密集释放。突触后膜标有两种不同的受体位置(NMDA 和 QQ)，本小节里将做介绍。(改自 Gray, 1982。)(b)锯齿颗粒细胞示意图：突触棘沿一树突干的两侧排列，树突干内的三条虚线代表微管。

(兴奋性突触后电位)呈现为一个下行的负偏差[(b)图]。图 7.4(c)显示，在对穿孔通路加四次短暂持续刺激(每秒刺激 15 次，持续时间 15 秒)后，群体 EPSP 记录表明突触强度增强了两倍，并保持了 10 小时之久。这一对突触强度长时程增强现象的发现马上被认为是为记忆提供了极佳的突触模型。就好像是突触能“记住”它自己的活动一样。而大脑低级层次的突触则没有表现出这种所谓的**长时程增强**(long-term potentiation，简称 LTP)。

对记忆模型而言更为重要的发现是，LTP 并不只限于作为条件作用持续刺激的产物(图 7.4 中每秒刺激 15 次，持续时间 15 秒)。

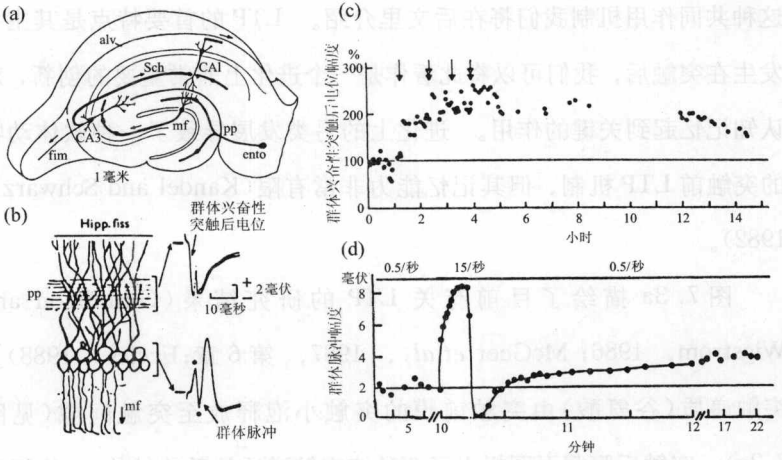


图 7.4 (a)海马回截面图。由嗅内皮层来的神经通路经穿孔通路(pp)传到齿状带的颗粒细胞，沿后者的轴突(苔状纤维，mf)传到 CA3 锥体细胞，再经夏佛(Schaffer)通路(Sch)传到 CA1 细胞。(b)颗粒细胞示意图，包括其细胞体、树突和形成苔状纤维(mf)的轴突。经穿孔通路来的神经纤维横贯颗粒细胞的树突并以兴奋性突触与后者相连接。在穿孔通路突触记录到的场电位呈现拖长了的强负电位，称之为“群体兴奋性突触后电位”(population EPSP)。记录电极在细胞体水平记录到的电位起始时有一个负脉冲(群体脉冲，population spike)，标志着细胞体开始发放脉冲。(c)经四次条件作用持续刺激(以箭头标出)以及随后 10 个小时期间的群体兴奋性突触后电位相对幅度随时间的变化。单箭头表示持续刺激频率为每秒 15 次，双箭头表示持续刺激频率为每秒 100 次，每次持续刺激时间是 3 秒。百分线是按刺激前响应水平(每秒 0.5 次)得出的，在条件作用引起的电位升高平台消失以后，响应水平又回到刺激前的低频率。(d)经过和(c)同样的条件作用后，群体脉冲的刺激后势差变化绝对幅度的时间曲线。此处只画出了单个条件作用引起的电位变化(持续刺激频率为每秒 15 次，持续时间为 15 秒)。(Bliss and Lømo, 1973.)

除了上述同突触 LTP(homosynaptic LTP)外，也存在其他突触的 LTP，其神经元在条件作用持续刺激期间没有被激活到如其他神经元一样强的程度。我们不妨称之为异突触 LTP(heterosynaptic LTP)。在条件作用持续刺激期间没有被激活的突触不会出现势差增强。异突触 LTP 对建立大脑皮层的学习记忆理论尤其重要。学习并不只是记住某些起初强烈的刺激，更重要的是记住相关的经历。

现在有令人信服的证据表明，LTP 开始时的确是个别突触的突触后响应(EPSP)的增强，但只有当一个神经元的数百个突触都被激活、并且和神经元的长时程强去极化一同发生时，LTP 才会出现。

这种共同作用机制我们将在后文里介绍。LTP的首要特点是其主要发生在突触后，我们可以将此看作是一个进化上非常重要的创新，对认知记忆起到关键的作用。进化上的另类发展导致了一种软体动物的突触前LTP机制，但其记忆能力非常有限(Kandel and Schwarz, 1982)。

图7.3a描绘了目前有关LTP的研究结果(Gustafsson and Wigstrom, 1986; McGeer *et al.*, 1987, 第6章; Eccles, 1988)。突触递质(谷氨酸)由突触前膜的突触小泡释放至突触间隙(见图8.3a)，突触后膜截面图标出了两种该突触递质的受体结构。谷氨酸对突触后膜上的使君子酸(quisqualate，简称QQ)敏感成分起作用而打开了钠离子(Na^+)通道，从而使突触棘的电化学梯度急剧上升而导致了去极化，即图7.4b中的EPSP。另一种谷氨酸受体专门对和谷氨酸有关的一种物质(氮甲基右旋天门冬氨酸，简称NMDA)敏感，但只有当突触后膜被树突上大量激活突触(见图7.3b)的EPSP总和强烈去极化时，这种受体才会起作用。由突触小泡释放的谷氨酸才能打开NMDA离子通道让钙离子(Ca^{2+})进入到突触棘，产生极强的电化学梯度(图7.3a)。NMDA受体平时被镁离子(Mg^{2+})阻断，只有当EPSP强去极化驱除镁离子后，NMDA才能起作用。图7.3a所示的两种谷氨酸受体可用一种物质(2-氨基磷酸基戊酸，简称APV)加以鉴别，因为APV阻断NMDA受体但不阻断QQ受体。

我们因而认识到，在出现大量强EPSP的适当条件下，NMDA通道打开以让钙离子进入突触棘(Mayer and Westbrook, 1985)。钙离子在钙调蛋白的协助下，通过激活蛋白激酶提高了棘突触对由突触小泡释放到突触间隙的谷氨酸的接受性。这一反应的神经化学细节还没有完全弄清楚(Lynch and Baudry, 1984)，但我们可以将此认作产

生 LTP 的要素。对这一问题正在进行的大量研究所提供的细节，已超越了我们在这里所采用的(认为钙离子反应对其所进入的突触棘是隐避的)简单说法(McGeer *et al.*, 1987, 第 16 章;Eccles, 1987)。然而，我们在这里采用的说法足以解释绝大部分有关 LTP 的实验结果。然而有实验结果表明，LTP 期间激活的突触小结的谷氨酸释放量也较平时有增长，而且突触棘内的钙离子对突触棘不再能保持隐避(private)状态，这些都使得对 LTP 的解释更加复杂化了。为了产生持续几天甚至几周时间的 LTP，钙离子肯定要对细胞核产生影响，而细胞核制造生产的特定蛋白、递质受体和其他大分子又沿微管(图 7.3b 中以箭头标出)传回到突触棘。

眼下的问题是怎样运用由研究海马回 LTP 发现的原理，提出解释大脑皮层认知记忆某些较简单方面的假说。1953 年，几位患海马回癫痫症病人的不幸遭遇揭示了海马回对认知记忆的关键性作用。当时为了缓解使患者丧失能力的海马回癫痫症，对患者 HM 以及其他两位病人作了双侧海马回切除术(Milner, 1968, 1972)。癫痫症是治好了，但没有预料到的、很不幸的是，患者完全丧失了存储认知记忆的能力(*顺行性遗忘症*, anterograde amnesia)。然而，对手术前的大部分记忆却保留了下来，即患者基本上没有*逆行性遗忘症*(retrograde amnesia)。手术后的 30 年间，HM 存储认知记忆的能力没有任何恢复的迹象，他只有短时记忆，不能记住哪怕只是发生在几秒钟前的事情或经历(Milner, 1966)。对猴实施双侧海马回切除术也导致了类似的遗忘症。

我在此提出的假说是基于孔哈博的理论(Kornhuber, 1973)(如图 7.5 所示)发展而来的。顶叶和颞叶的感觉联合区(图 3.5、图 4.3、图 4.4 和图 6.6)，综合了来自触觉、听觉和视觉的输入，对认知记忆

起关键作用。首先，感觉联合区和额叶皮层有着紧密的双向连接(图7.5中以“写入长时记忆”标出)。第二，感觉联合区有重要的神经通路下行到属于边缘系统的海马回和其他结构。从边缘系统又经正中背侧丘脑核的神经通路投射到额叶皮层。图7.5的特别之处在于来自感觉联合区的两条输入通路会聚到额叶皮层，由于这种会合所意味着的可能性，马尔(Marr, 1970)将这一点看作是他有关认知记忆的假说的一个关键特征。

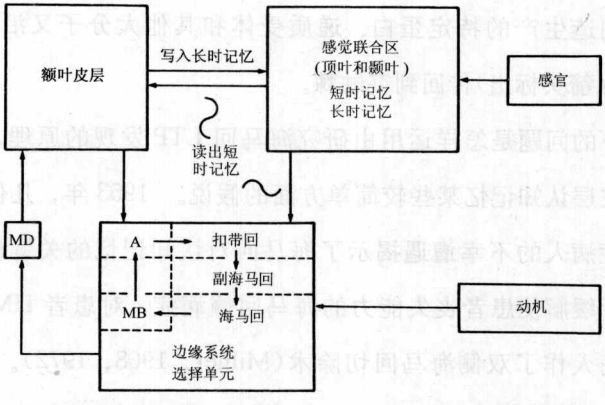


图7.5 参与选择短时记忆(STM)和长时记忆(LTM)信息的解剖结构示意图。(MB=乳头体；A=前丘脑核；MD=背中部丘脑核。)(Kornhuber, 1973；Plenum Publishing Corporation, New York.)

图7.5中的神经会合在图7.6里具体表现在：一方面，来自正中背侧丘脑的输入经大脑皮层刺状星形细胞的上传轴突和三个锥体细胞的顶端树突形成复杂的突触连接；另一方面，来自感觉联合区的水平纤维和这些锥体细胞的顶端树突在薄层Ⅰ和薄层Ⅱ里形成突触连接。可以猜测，图7.6里锥体细胞顶端树突上的复杂突触连接能对这些树突做强突触去极化(EPSPs)。如果水平纤维大约在同一时间激活的话，会合处锥体细胞的NMDA通道就会打开，经谷氨酸的突触活化

作用而让钙离子进入突触棘(图 7.3a)。 和海马回模型相似，钙离子通过激活蛋白激酶提高棘突触 QQ 受体对谷氨酸的敏感性，从而产生 LTP 效应。 因此 LTP 可以成为长时记忆的基础。

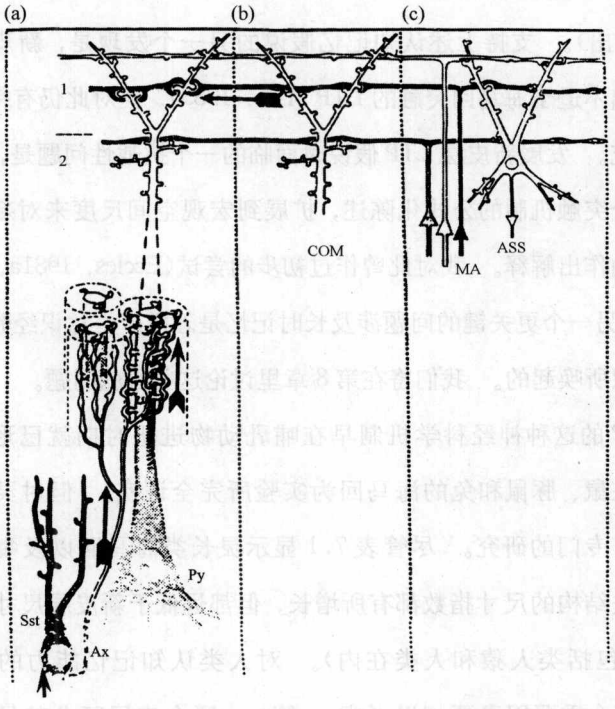


图 7.6　新皮层神经联结性简化示意图，着重显示和本章提出的大脑学习理论有关的神经通路和突触。 本图描绘的三种模块(a、b、c)代表了新皮层的三种垂直功能单元，各包含大约 4000 个神经元。 在薄层 I 和薄层 II 里有来自模块 c 的左右半球连合神经纤维(COM)和感觉联合区神经纤维(ASS)的分岔轴突以及马尔提诺蒂轴突(MA)形成的水平走向排列的纤维。 这些水平纤维与模块 c 内星形锥体细胞以及模块 a 和 b 内锥体细胞的顶端树突形成突触连接。 左下方位于皮层深层的刺状星形细胞(Sst)的轴突(Ax)在锥体细胞(Py)的顶端树突干上形成桶状突触连接。 由于联结机能性肥大，来自模块 c 的感觉联合区神经纤维与模块 a 内锥体细胞的顶端树突之间的突触连接呈肥大状态。(改自 Szentágothai, 1970。)

但皮层的 LTP 模型和海马回的 LTP 模型有一个不同之处。 图 7.6 里突触的不对称性表明，刺状星形细胞强大的突触终端可能通过 QQ 受体专门对锥体细胞的顶端树突起去极化作用。 相反地，大量

较弱的穿行于薄层Ⅰ和薄层Ⅱ内的突触，由于这一去极化作用而打开了其NMDA通道让钙离子进入突触棘而产生LTP。

莫纳汉等人(Monaghan *et al.*, 1985)用免疫组织化学方法显示，NMDA受体集中分布于新皮层的薄层Ⅰ和薄层Ⅱ内(图7.6里以1和2标出)。支持上述认知记忆假说的另一个发现是，新皮层的突触表现出不逊于海马回突触的LTP(Lee, 1983)，但对此仍有待更多的实验研究。发展新皮层LTP假说时面临的一个挑战性问题是，怎样基于对单个突触机制的公式化陈述，扩展到宏观空间尺度来对新皮层的实际活动作出解释。我对此曾作过初步的尝试(Eccles, 1981a，图7和图8)。另一个更关键的问题涉及长时记忆是怎样产生意识经验而本身又被意识所唤起的。我们将在第8章里讨论这些心脑问题。

LTP的这种神经科学机制早在哺乳动物进化时期就已形成，而且已经在鼠、豚鼠和兔的海马回为实验所完全证实。但对灵长类至今还没有专门的研究。尽管表7.1显示灵长类海马回以及裂脑和间脑的相关结构的尺寸指数都有所增长，但都远低于新皮层尺寸指数的增长率(包括类人猿和人类在内)。对人类认知记忆能力的急剧增长，有两个重要因素要加以考虑。第一，联合皮层区尤其是前额叶的极大增长。布劳德曼(Brodmann, 1912)得出的前额皮层占整个新皮层的比例为：人类是29%，黑猩猩是16.9%，恒河猴是11.3%。考虑到整个新皮层的相对尺寸，人类的前额皮层要比猩猩大五倍多。第二，语言的作用。人类认知记忆的相当大部分编码在语言里。我们可以猜测，以上两个要素的进化发展对认知能力的进化所起的作用与海马回相对较弱的增长(表7.1)对认知记忆的贡献相比，前者更为重要。我在第2章里已经指出，以其增大的大脑以及语言脑区有所发展的迹象，能人在古猿进化中取得了最伟大的进步。我们可以推

测，能人的文化有赖于其改进了的认知记忆能力。

7.5.2 运动学习和记忆

我们在7.1节里已经认识到，人类和猩猩的新生婴儿都完全不能自理，只会很少几个本能动作。新生儿的第一个年头主要集中于运动学习。就这方面而言，黑猩猩婴儿学习像站立、抓握和攀缘等基本动作要比人类婴儿几乎快两倍。这可能归咎于人类婴儿都是早产儿的事实(5.5节)。

小脑是脑的一个相当大的组成部分(图3.1)，而且专门涉及对动作的控制。如表7.2所示，类人猿三个亚种小脑的尺寸指数几乎是原猴类哺乳动物平均值的两倍，而且涉及运动的其他结构(间脑和纹状体—基底神经节)也有相当类似的增长。人类的上述脑区尺寸指数要高得多，尽管和新皮层相比要逊色许多。

对小脑进化的研究发现，相对于位于正中的蚓部和中间部，小脑两半球随进化向外侧成比例增长。这一演变反映在与小脑皮层三个组成部分对应的三个小脑核团的尺寸指数变化中(表7.3)(Matano *et al*., 1985b)。相对于原猴类哺乳动物，表7.3里其他种群正中小脑核(MCN)的尺寸指数都有所降低，也即小脑蚓部尺寸指数减小，这反映出了由脑干和脊髓帮助控制的肢体自动运动相应减少(图3.2和图3.7)。中间小脑核(ICN)的尺寸指数在进化中有增有减，这与小脑中间叶和中间小脑核所扮演的双重角色不无关系。这一脑区的一部分涉及脑干和脊髓的运动控制，另一部分涉及对侧大脑皮层(图3.6和图3.14)。相比之下，和大脑皮层紧密相关的外侧小脑核在人类和猩猩(尤其是人类)有明显的增长。此外，长臂猿这一树栖高手的下橄榄核(IO)、小脑核和整个小脑的指数都是类人猿中最高的。长臂猿外显的运动灵巧性，从进化上看反映在其发达的小脑中。

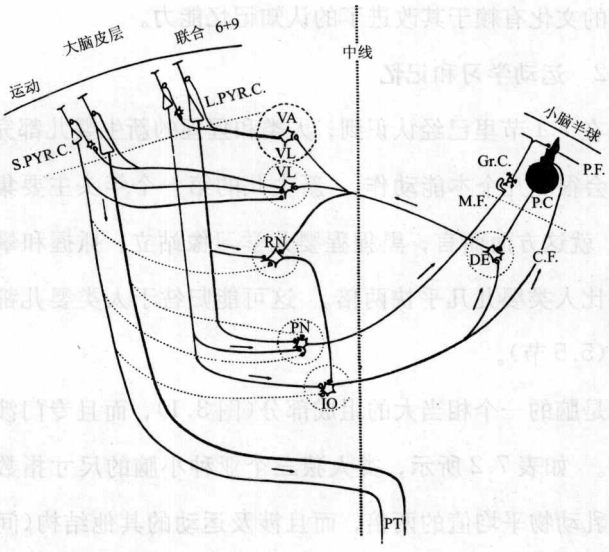


图 7.7　连接联合皮层、运动皮层与小脑半球的大脑—小脑神经通路。红核内只画了一个小细胞。(C.F. = 攀缘纤维；DE = 齿状核；Gr.C. = 颗粒细胞；IO = 下橄榄核；L.PYR.C. = 大锥体细胞；M.F. = 苔状纤维；P.C. = 浦肯野细胞；P.F. = 平行纤维；PN = 脑桥核团；PT = 锥体束；RN = 红核；S.PYR.C. = 小锥体细胞；VA = 丘脑前腹部；VL = 丘脑侧腹部。)(引自 Allen and Tsukahara, 1974。)

表 7.3 中下橄榄核(INO)一栏特别有意义，因为下橄榄核对小脑的学习过程起关键的作用(我们将在下面讨论)。INO 尺寸指数的演变和 LCN 密切对应，二者都参与运动的高级控制。表 7.3 各栏中，腹部脑桥(VPO)的尺寸指数出人意料地高。脑桥侧腹部的绝大部分参与从大脑半球一侧到对侧小脑半球的中继传递(见图 7.7，PN)。

众多实验证据表明，小脑对运动的控制也从属于一个学习过程。如图 7.7 所示，来自浦肯野细胞的输出抑制了小脑核团(DE)的目标神经元。伊藤(Ito, 1984)发现，这是小脑独有的设计结构。伊藤(Ito, 1984)还发现，与这一独特神经结构相匹配的是一个独特的学习过程：平行纤维(P. F.)激发浦肯野细胞而导致长时程抑制(LTD)，正好和 LTP 相反。大量的实验研究(Ito and Kano, 1982)

以及最近由樱井(Sakurai，1987)所作的精致实验揭示了这一不同寻常的设计特征。

图 7.7 显示了一条从下橄榄核(IO)到小脑浦肯野细胞的攀缘纤维(C.F.)。对每一个浦肯野细胞只有一条这样的攀缘纤维与之有连接，后者范围广泛地缠绕在前者的树突上，形成许许多多的兴奋性突触(图 7.10)。浦肯野细胞树突接受的另一个主要输入来自平行纤维，后者在每一个浦肯野细胞上形成大约 10 万个兴奋性突触，图 7.10 只绘出了其中的一个。伊藤(Ito，1986)提出的假说是，攀缘纤维担当了浦肯野细胞老师的角色。攀缘纤维和平行纤维的同时激活导致了学习过程。之前对这一假说已经有了一些实验测试，而以樱井的实验达到了最高峰。

如图 7.8 所示，小脑皮层切片培养在充氧生理培养基里处于极佳状态达数小时之久，而且实验的布置设计使得实验者可经电极向在同一浦肯野细胞树突上有神经分布的攀缘纤维(STIM 1)和平行纤维(STIM 2)加刺激。实验者经极为困难的操作将一极细的微电极插入浦肯野细胞的一个树突里作细胞内记录。实验测试中，每间隔 3 秒钟向平行纤维加单个刺激(STIM 2)以诱发 EPSP 响应，对 40 次连续响应做平均以后得出图 7.9a(1)所示的 EPSP 曲线以及图 7.9b 中负时间值上的代表 EPSP 幅度的各个点。在图 7.9b 中箭头所指的时间零点，以 4 赫兹的频率对两种纤维同时加持续 25 秒钟的会合刺激来对浦肯野细胞做条件作用。对攀缘纤维所加 STIM 1 的强度远高于其阈值。图 7.9b绘出会合刺激后 80 分钟期间平均 EPSP 呈压抑状态。图 7.9a 中 2、3 两条 EPSP 曲线(位于图 7.9b 标出的两个时间点上)保持了相同的时间变化模式，但其幅度降低到原先的 60%。此外，图 7.9c 显示静止膜电位保持不变(大约负 70 毫伏)，树突的输入阻抗保持在大约 30 兆欧姆。该实验要求最高的操作过程是对单个树突做长

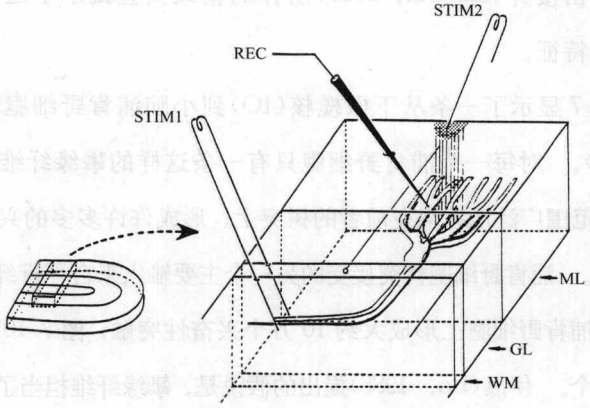


图 7.8　小脑皮层切片的一部分以及实验布置设计的示意图。小脑切片的一部分(左侧图)被放大在右侧以显示其中的细节。(ML = 分子层；GL = 颗粒细胞层；WM = 白质；STIM 1 = 插入白质用来激活一攀缘纤维的双极电极；STIM 2 = 置于表层分子层用来刺激一束平行纤维的单极电极；REC = 插入浦肯野细胞一树突的玻璃微电极。)(Sakurai，1987.)

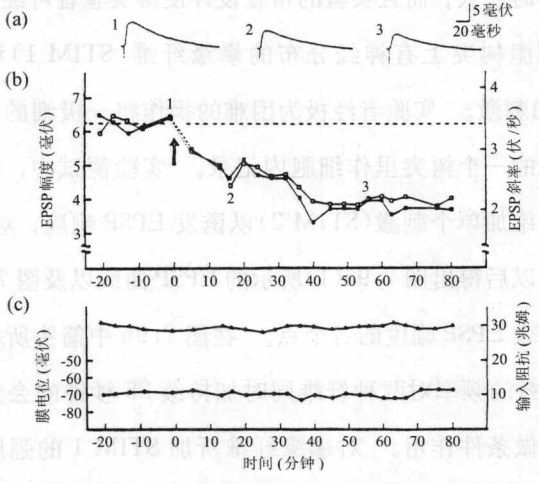


图 7.9　对攀缘纤维和平行纤维加会合刺激诱发的长时程压抑时程曲线图。(a)在(b)图指明的三个时刻上记录到的、对平行纤维加刺激引起的平均 EPSP。(b)纵坐标：左侧是平行纤维引起的平均 EPSP 的峰值(■)，右侧是平行纤维引起的平均 EPSP 的起始上升速率(□)；横坐标是时间(以分钟计)。对 40 次连续响应做平均得出平均值。位于时间零点的箭头表示会合刺激的结束时间。EPSP 幅度和起始上升速率的平均对照值以虚线标出。(c)静止膜电位(●)和输入阻抗(▲)的同步时间曲线图。(Sakurai，1987.)

达两个小时的稳定细胞树突内记录。只有 10 个浦肯野细胞树突适于做实验，其中 9 个有图 7.9 所示的长期滞留的会合压抑(LTD)现象。在另外 3 个细胞胞体内记录实验里也都观测到了这种长时程压抑现象。

有充分证据表明，由攀缘纤维脉冲引起的浦肯野细胞的剧烈活动会导致钙离子进入浦肯野细胞树突，然后钙离子通过蛋白激酶的作用降低了棘突触对突触递质谷氨酸的敏感性(Ito, 1984；图 7.10)。因此，钙离子对认知学习的 LTP 和运动学习的 LTD 都扮演了一个中心角色。

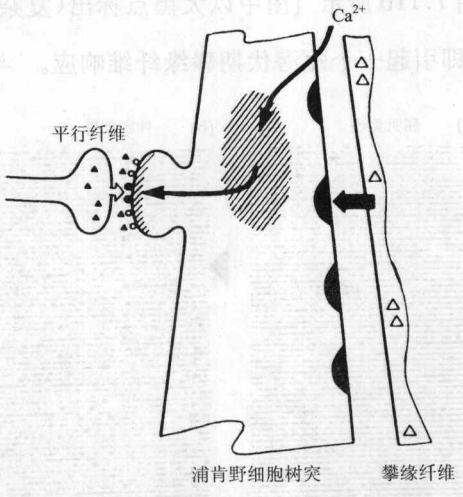
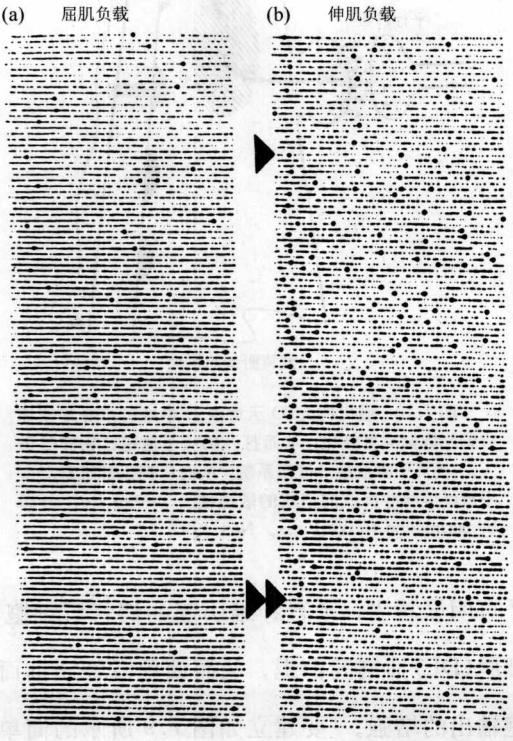


图 7.10 假设的 LTD 示意图。攀缘纤维脉冲使浦肯野细胞树突去极化，从而打开钙离子通道让钙离子进入。钙离子激活第二信使系统，从而压抑了棘突触对由平行纤维脉冲释放的递质的敏感性。(From Ito, 1984 by permission Raven Press, New York.)

从图 7.7 可明显看出，平行纤维引起的浦肯野细胞活动的 LTD 会导致对核细胞(DE)抑制的消退，从而使前者经压抑而学习的结果转换成核细胞输出的增强。要建立如图 7.9 所示的简单突触机制的

运动学习理论还有一个巨大的问题要解决，但目前已得到了一些有关的实验观测。

训练猴控制所抓握的杠杆位置的实验为此提供了一个好例子(Gilbert and Thach, 1977)，该实验对猴的手腕交替施加强度相同但持续时间不同(1.5—4 秒)的屈肌和伸肌扰动推力。施加每次扰动后，猴学习在 0.5 秒钟内将杠杆扳回到原先的中间位置。随后，实验模式有所改变，比如伸肌扰动推力加倍，但屈肌推力不变。猴经过大约 12—100 次重复，学会补偿新的扰动。预先植入小脑恰当部位的电极可记录到由攀缘纤维和平行纤维兴奋诱发的单个浦肯野细胞的响应。如图 7.11b 所示 [图中以大黑点标出(复杂脉冲)]，伸肌负载的改变立即引起一个短潜伏期攀缘纤维响应。与此同时，由平



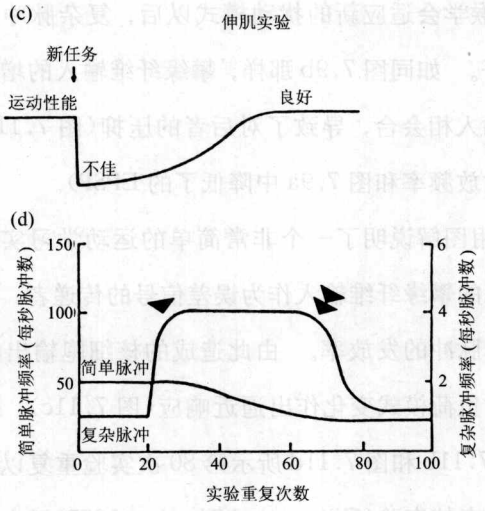


图 7.11　小脑和适应性运动控制。(a)和(b)负载改变以后，浦肯野细胞复杂(CS)和简单(SS)脉冲频率的变化(参考正文)。CS 是由攀缘纤维引发的，而 SS 是由平行纤维诱发的。每个点代表一个脉冲电位(SS 以小点表示，CS 用大点表示)；每行点列表示在一次实验重复期间的发放，以每次负载改变施加方向的时刻为起点。相继连续的实验重复从上到下排列；每一条伸肌负载时程踪迹在时间上紧接着同一行里的屈肌负载时程踪迹。在(b)和(d)里单箭头所指时刻，原先 300 克的伸肌负载增长到 450 克的新负载水平，而 310 克的屈肌负载保持不变。负载改变之前［(b)中单箭头所指时刻以前的部分］，在每次伸肌实验开始后大约 100 毫秒时出现低频率的 CS 活动。负载改变以后［(b)中单箭头所指时刻以下的部分］，CS 频率有极大的增长并持续大约 50 次重复。在此期间学会适应了新负载模式后［(b)和(d)里双箭头所指时刻］，CS 频率又返回到原先的水平。在学习新的运动任务期间，CS 频率的暂时提高和 SS 频率的降低有关联。(c)运动性能和实验重复次数的关系。在第 20 次实验重复时改变负载模式后，运动表现变差；经 50 次重复以后，运动表现才变好。(d)CS 和 SS 频率相对于实验重复的变化时程。在学习新运动任务期间，SS 频率下降然后达到平衡水平，而 CS 频率上升，总共大约需要 50 次重复(第 20 次到第 70 次)来学习新的负载模式。(From Brooks and Thach, 1981, *Cerebellar Control of Balance and Movement*, Raven Press, New York.)

行纤维活动产生的简单脉冲有所减弱(小黑点)。图 7.11c 显示新任务引起的运动性能的变化，以及经 80 次重复后运动性能的恢复情况。图 7.11d 显示复杂脉冲频率的时程和图 7.11c 中运动性能之间

的关系。在猴学会适应新的扰动模式以后，复杂脉冲频率又返回到原先的低水平。如同图 7.9b 那样，攀缘纤维输入的增长和已经存在的平行纤维输入相会合，导致了对后者的压抑(图 7.11d 中持续下降的简单脉冲发放频率和图 7.9a 中降低了的 EPSP)。

图 7.11 用图解说明了一个非常简单的运动学习实验，其中上传到浦肯野细胞的攀缘纤维输入作为误差信号的传递者，致使浦肯野细胞降低其简单脉冲的发放率。由此造成的核细胞输出的增长恰到好处地导致了对负荷模式变化作出逼近响应(图 7.11c)，而最终使误差信号消失(图 7.11b 和图 7.11d 所示第 80 次实验重复以后)。所有由吉尔伯特和撒奇的实验(Gilbert and Thach，1977)派生变化而来的实验所得出的结果，都和我们在这里提出的解释相符：运动学习是基于来自攀缘纤维的误差信号完成的。

7.5.3 认知学习和运动学习的组合

起初把认知学习和运动学习完全分开来研究的策略是有道理的，因为这两种学习的神经机制之间存在着明显的差异。但是，动物在通常情况下遇到的复杂任务要求它们把这两种学习过程组合起来。

佐佐木和金巴(Sasaki and Gemba，1982)的实验为此提供的一个极好的例子。如图 7.12 左上方插图里标出的猴脑 A、B、C、D、E 五个位置上预先植入记录双极电极。每个电极所记录的是所在位置上大脑皮层表面和深层之间的电位差。涉及的学习过程是非常简单的操作性条件作用。一个绿色小灯泡以 2.5—6 秒的随机时间间隔给猴施加 900 毫秒的视觉刺激。猴必须学会，如果它在视觉刺激出现期间以手腕伸展动作提起杠杆，它才能得到少量果汁奖励。起始时，猴随机地抬杠杆，偶尔能得到一点奖励。但经过几周每周上千次的训练，猴逐渐地有了认知学习和运动学习，最终猴每看到灯亮就

能提起杠杆，而且潜伏期也逐渐消失而保持在一个恒定低值上。当视觉刺激缩短到 500 毫秒(图 7.12 第Ⅳ列)时猴仍能成功地得到奖励。

图 7.12 所示为经过将近 500 次、3000 次、4000 次、9000 次训练后(Ⅰ—Ⅳ列)在皮层五个位置上做的双极记录。皮层对灯光刺激的响应幅度逐渐递增，尤其是前额皮层(A)和近纹状皮层(D)。这样的增长可以认为是认知学习的结果，和图 7.6 所示的机制相一致。最有意思的是来自运动皮层的响应，因为提起杠杆的动作是由此引起的。图 7.12 中时程曲线 C 在 4000 次训练后(Ⅲ列)跟随每次刺激呈现有一个小的负值电位，然后反应时间直方图(VS：反应时间)显示不同潜伏期的提起杠杆的动作，但多已发生在刺激持续时间内而能得到果汁奖励。

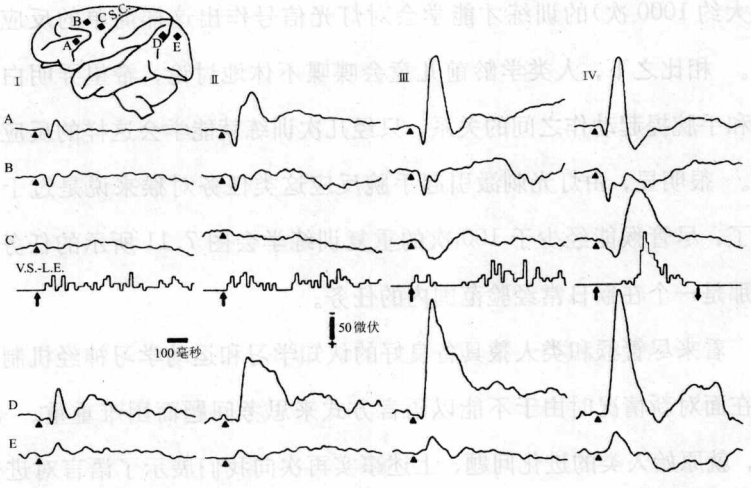


图 7.12　在猴抓握杠杆的手对侧的皮层上五个位置(左上方插图标出的左半球上 A—E)记录到的典型时程变化。Ⅰ—Ⅳ = 视觉引发的手动作学习过程的四个不同阶段，分别为自训练开始后 3 天、21 天、24 天、59 天时的记录。时程曲线为皮层表层和深层电位的差值(S—D)，而且为 100 次记录的平均曲线。VS—LE 直方图是这 100 次记录的反应时间分布图。由于前三列Ⅰ—Ⅲ的视觉刺激持续 900 毫秒，这几列直方图的高潜伏期端没有绘出。所有记录电位的标度是负 50 毫伏，所有时程的标度是 100 毫秒。(S. C. = 中央沟。)(Sasaki and Gemba，1982.)

真正的成功是在经过9000次训练以后(Ⅳ列，时程曲线C)。此时猴已能以相当短的潜伏期(VS)每次都得到奖励。在前额叶(A)和近纹状皮层(D)的高值负电位后，经过较长的延迟，从运动皮层记录到的时程C出现高值响应。佐佐木和金巴认识到，时程曲线C滞后的高值负电位是来自小脑的兴奋性输入的结果。在对猴作小脑切除术以后，这样的电位变化不复存在。如果猴先前已经作过小脑切除术，根本就观测不到这样的响应。所以，对由灯光信号到手腕提起动作这一任务的有效学习过程肯定包括以下两个部分：通过认知学习导致灯光刺激引起的皮层活动(尤其是前额叶和近纹状皮层脑区)，投射传递到小脑再传回到运动皮层以确保作出熟练的反应(Ⅳ列VS直方图所示)。

令人惊讶的是，即使是一只聪明的猴也需要经过长达4000次(每周大约1000次)的训练才能学会对灯光信号作出这样简单的反应动作。相比之下，人类学龄前儿童会喋喋不休地讨论，希望弄明白灯光和手腕提起动作之间的关系，只经几次训练就能学会这样的反应动作。很明显，由灯光刺激引起手腕反应这类任务对猴来说是过于深奥了；尽管猴能经少于100次的重复训练学会图7.11所示的任务，但那是一个在猴日常经验范围内的任务。

看来尽管猴和类人猿具备良好的认知学习和运动学习神经机制，但在面对新情况时由于不能以语言方式来思考问题而困难重重。所以，就原始人类的进化问题，上述事实再次向我们展示了语言对进化成功起到的巨大作用。我们的人科动物祖先(以现代类人猿为模型)已经具备了包括发达的认知学习(表7.1)和运动学习(表7.2和表7.3)脑区在内的精良大脑，但其进化极为缓慢(第2章)。原始人进化最终的伟大成就看来是语言进化发展的结果(第4章)，可能从能

人——我们现代人种的先驱(Tobias, 1986)——开始发挥其作用。

图 7.13 把大脑认知记忆和小脑运动记忆的一些方面合并在一起来考虑，在对涉及学习的大脑机制的详尽讨论作总结时，图 7.13 很有参考价值。该示意图的右侧显示小脑通过攀缘纤维输入(CF)和产生平行纤维输入的苔状纤维输入(MF)(见图 7.7)间的互动对学习起到的作用。由 MF 输入引起的 LTD 学习导致小脑核团响应的增长(图 7.12 中Ⅳ列 C 时程曲线)，后者又投射传递到丘脑乃至运动皮层(见图 7.7)。

图 7.13 左侧显示对大脑的各种感觉输入，投射到大脑联合区(见图 7.5)而成为认知记忆的基础。图 7.13 没有绘出海马回到大脑皮层输入的会合(见图 7.5 和图 7.6)。我们在第 8 章里将参考图 7.13 的左上部分。

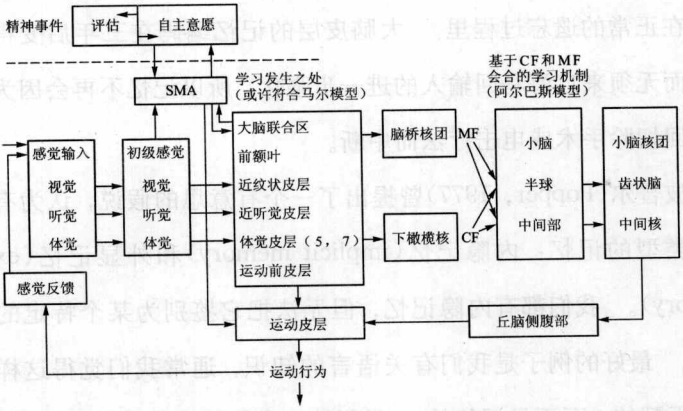


图 7.13　学习一个熟练动作时所涉及的精神和神经活动过程示意图。虚线以上为涉及人类运动学习的精神活动，和虚线以下的神经活动分离开来。精神活动对动物运动学习的作用还不明确。图中箭头指出主要神经通路的投射方向。正文里对本示意图有更全面的描述。除了小脑对小脑核团起抑制作用外，所有神经通路都是兴奋性的。

7.6 人类记忆的几个特征

我们在探讨人类记忆的持续时间的时候，必须考虑到重复回忆可能无限期地延续记忆的效应。接受双侧海马回切除手术的患者HM，曾在1953年手术后接受过对逆行性遗忘症效应的测试。方法是要求患者回忆识别1953年以前的电视名角。该项测试发现患者对手术前一到三年间发生的事件有逆行性遗忘症。接受双侧电击疗法的患者也会对类似的时段有暂时逆行性遗忘症(Squire，1982，1983)。这样的记忆中断敏感期和正常的遗忘进程相关联。由此可见，长时记忆大约需要一到三年的巩固过程，从而不再受遗忘过程的影响而丧失记忆，也不会因为双侧海马回切除手术或电击疗法而致使记忆中断。我们可以想象，要“永久”地保持某个记忆，海马回到新皮层的输入(图7.5和图7.6)肯定得重现原初的经验(我们可称之为“回想续集”)达一到三年之久。如果没有这样的重现，记忆就会丧失在正常的遗忘过程里。大脑皮层的记忆编码在三年后变得相当可靠而无须来自海马回输入的进一步强化，所以记忆不再会因为双侧海马回切除手术或电击疗法而中断。

波普尔(Popper，1977)曾提出了一个有意思的假说，认为有两种不同类型的记忆：内隐记忆(implicit memory)和外显记忆(explicit memory)。我们都有内隐记忆，但无法把它鉴别为某个特定的记忆事件。最好的例子是我们有关语言的知识，通常我们觉得这样的知识是天赋的，而不是记住的。类似地，我们日常的动作和运动(比如行走、奔跑、骑车、滑雪、溜冰和游泳)，尽管经过练习可以提高改进，但我们的行为表现是被隐性地记住的。我在书写上面这两句句子的时候就察觉到了内隐记忆的存在。相比之下，外显记忆是有关独特的事件、物体、面孔、故事和音乐主题等等的记忆。外显记忆

通常没有内隐记忆延续的那么长，但经过不断重复，外显记忆可以无限期地持续下去。

患者 HM 对接受双侧海马回切除手术以后的所有事件表现出完完全全的顺行性遗忘症。 也就是说，他没有外显记忆。 但他仍然能作运动学习(作为一种内隐记忆)，只是他自己不知道罢了。 尽管他丧失了认知学习的能力，但他能学会复杂的技能动作。 比如，他在正常时限(三天)内学会了对着镜子按镜中所见在双线五星图案的平行轮廓线之间画一条线。 随后的几天里，他根本不记得他学过这个任务，但他保持了完成这个任务的动作技巧(Milner， 1966)。

在此我们必须提一下由各种测试规程带来的、对记忆的不同特征所起的一些名称。 比如，斯夸尔(Squire， 1983)就陈述性记忆(declarative memory)和程序性记忆(procedural memory)之间的重要差异作了区分。 对遗忘症患者常用的记忆测试规程所设计的试题，通过揭示患者对过往事件和细节的记忆缺陷，来确定患者陈述性记忆丧失的程度。 另一方面，程序性记忆包括了学会的技能、运动和某些认知功能。 海马回缺损会导致对陈述性记忆的遗忘症，但不会导致对程序性记忆的遗忘症，因为与程序性记忆有关的神经回路(主要包括辅助运动脑区、运动前脑区、小脑和基底神经节)和负责陈述性记忆的神经回路大为不同。 这样的分类和本书把记忆分为认知记忆和运动记忆两类几乎完全等同。 其他术语也多和实验测试规程有关，比如工作记忆(working memory)和参考记忆(reference memory)(Olton， 1983)，以及联想记忆(associative memory)和再认记忆(recognition memory)(Gaffan and Weiskrantz， 1980)。

本章开始时曾假设，认知记忆“存储”在大脑皮层的“数据库”里。 目前已有实验技术可探测出参与记忆恢复的皮层脑区分布图。

如图6.7、图6.8和图6.9所示，通过向内颈动脉注射放射性氙(^{133}Xe)记录来自大脑的放射性辐射的技术可得到大脑活动的分布图。图7.14所示为执行特定记忆任务时大脑活动的分布图(Roland and Friberg, 1985)。

图7.14a(标为50—3)显示，当试验对象做*序列递减*(sequential substractions)心算(从50开始连续减去3，其记忆过程为50—47—44—41……一直减到2，并可继续到负数-1、-4等)的45秒间记录到的区域性脑血流量(rCBF)统计意义上有显著增长的脑区。试验对象做心算时无旁人打扰，只是在rCBF记录完毕以后研究人员才询问试验对象递减过程的最后数目。引人注目的是两侧前额叶rCBF都有显著增长，此外只有两侧顶叶角回也分别有20.3%和14.7%的增长。相应地，对有双侧角回缺损的患者在临床上观察到失算症。

图7.14b(标为JINGLE，意为具有简单韵律的诗句)显示，当试

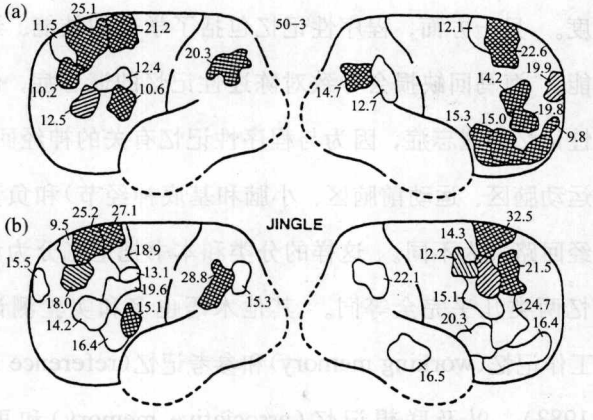


图7.14　完成正文所述两种默想任务时，区域性脑血流量的平均增长百分比及其平均分布区域。左半球：基于六个试验对象的数据；右半球：基于五个试验对象的数据。交叉阴影区脑血流量增长的统计显著水平在0.005；斜线阴影区，$P<0.01$；其他区域，$P<0.05$。(Roland and Friberg, 1985, with permission Amer. Physiol. Soc.)

验对象在做另一个记忆任务时 rCBF 有显著增长的脑区，该记忆任务是在心里默念熟知的由 9 个无意义丹麦语词汇构成的句子，但必须跳过每下一个词来念。* 再一次地，几乎所有 rCBF 有显著增长的脑区都位于两侧前额叶。 右侧颞叶有 16.5%增长的脑区专门涉及韵律思维，在听觉输入分辨实验里该脑区 rCBF 也有增长(图 9.3；Roland *et al.*， 1981)。

由此我们可以得出结论，恢复所存认知记忆的过程涉及许多皮层脑区相当高的活动水平，尤其是前额叶皮层。 但放射性氙技术的分辨率是 1 平方厘米的皮层表面，而皮层单元和模块的面积只有 0.1 平方毫米左右(Szentágothai， 1978)，因此上述观测到的活动分布图还是过于粗糙了。 必须认识到，图 7.14 所示有活动的脑区可能不是记忆任务最初激活的脑区。 很有可能其中几个脑区先有活动，然后才将兴奋传播到其他脑区。 我们需要新的测试技术来确定脑区活动分布的主次组合。

7.7 结论

我们在第 4 章里已经认识到，在原始人新皮层的进化过程中，语言脑区(尤其是布劳德曼 39 区和 40 区，图 4.3 和图 4.4)从猿脑的萌芽状态(图 4.5)有了极大的扩展，而且其进化起点较晚也可以从该脑区很晚才髓鞘化这一事实(图 4.8 和图 4.9)推测出来。 我现在要提出的是，前额皮层的极大进化扩展(是以现代猩猩为模型的古代类人猿的五倍)并不均匀。 和 39 区和 40 区相似，新的前额皮层脑区演化成具有特殊功能特性的脑区，对人类思维和记忆起主导作用。 部分前

---

* 即其记忆过程为 1—3—5—7—9—2—4—6—8 再回到 1，如此重复下去。 ——译者

额皮层脑区的运作可能反映在图 7.14a 和图 7.14b 的前额叶活动分布图里。 图 4.8 和图 4.9 显示有大片前额叶脑区很晚才髓鞘化。 以上这些构思引出了第 8 章的主题：心脑交互作用的问题。

第 8 章　心脑问题和进化

本章中标有边线的段落也相当重要，但初读时可跳过。

8.1　引言

古希腊哲学思想一开始就非常关注意识(consciousness)现象，并对此曾有多种定义。最初，灵魂被想象为一种物质、空气、一种最轻的东西或火焰。这样，考虑物质的心和物质的身之间的相互作用并没有多少难处。到了柏拉图(Plato)和亚里士多德(Aristotle)的古希腊晚期哲学思想那里，灵魂变成了与物质的身有交互作用的非物质的存在，这和当时原始简陋的古希腊科学之间也没有多少矛盾之处。同一年代的首位名医希波克拉底(Hippocrates)是个二元论者，认为大脑既充当了意识的翻译来指挥肢体的行动，又是身体到意识的信使。当然除了极为简陋的想法以外，对这样的交互作用到底是如何进行的则所知寥寥。总之，古希腊哲学的一贯信仰是二元论(dualism)和交互作用论(interactionism)。

因此，当笛卡儿对二元论和交互作用论作出广为人知的系统阐述的时候，他之前的许多人已对此各有评说。但他是第一个敢于陈述非肉体的心灵(*res cogitans*)是怎样和肉体的脑(*res extensa*)交互作用的人。他正确地以脑(brain)取代了身体(body)，从而把古代哲学的心身问题(mind-body problem)这一措辞改成了心脑问题(mind-brain problem)。但他提出这一非凡的假设却是基于一个不甚妥帖的理由，认为人类灵魂直接推动了松果体这一器官。由于动物没有灵魂，所以动物像自动机一样运作。笛卡儿非凡的学说并不为他同时代的人所接受。偶因论(occasionalism)作为一种二元论，采用了荒谬的神控心身平行论(God-controlled parallelism of mind-body)的说法。斯宾诺莎(Spinoza)和莱布尼茨(Leibnitz)也抵制了笛卡儿的交互作用论，试图采用神控平行论的不同运作方式或谐和来解释心身问题。

此后是一段相当长的间断期，此间对心脑问题的研究没有任何实质性的进展，大概是由于脑科学仍然太落后的缘故。一个有趣的例子是，法国医生兼哲学家拉·梅特里(La Mettrie)曾认为“大脑像肝脏分泌胆液那样分泌思想”。这一非常粗劣的想法在一个世纪以后被伟大的进化论者达尔文所采纳，他曾问道，

> 为什么思想作为大脑的一种分泌物要比重力作为物质的一种性质看上去更奇妙？(Gruber，1974，p.451)

8.2 非人类动物的意识

近年来，生物学者和心理学者开始走出了行为主义的黑暗长夜。长期以来，行为主义认为，在科学上是不能容许对动物的意识作研究

的。所幸的是，索普(Thorpe，1974)、洛伦茨(Lorenz，1977)和格里芬(Griffin，1976，1984)等人的著作驱散了这种黑暗。

尤其是，格里芬(Griffin，1976)将内心体验(mental experiences)的概念引进动物行为学研究而取得了重要进展。动物行为的复杂性看来和人类行为有很多共同之处，因此推测动物具有与其行为相关的精神体验是适宜的，就此他作了如下定义，

> 每个普通人都能在脑海里想象在时空上都很遥远的物体和事件，有关的感觉会立即涌上心头，这就是我所指的内心体验。……动物脑中出现的内心图像(mental images)，并被用来调控其行为，事实上给出了意识的实用运作定义。(Griffin，1976，p.5)

但与此同时他警告说，“行为科学家普遍地竭力主张，意识这一术语对科学分析是毫无价值的。”

有些生物学者和心理学者在研究动物行为时不考虑动物可能具有的任何内心体验，格里芬(Griffin，1984)提出把这样的学者称为广义行为主义者(inclusive behaviourist)。他们不言明地假定，只有动物的所作所为影响其生存和繁衍，因此动物的任何体验都不会对其进化起任何作用。然而，格里芬指出，如果动物的内心体验影响到动物的安康和繁衍，那么动物的内心体验就会在自然选择里发挥作用。本书第4、第5和第7章讲述原始人进化的时候已经就此给出了许多的例子。

当一个动物看上去因感受和情绪而动作，当它能用以往的经验来估量眼下的情形而作出超乎刻板本能反应的恰当行为举止的时候，应

该说该动物是有清醒的意识的。以这样的方式，动物能表现出可被学会的、同时又饱含情绪反应的新颖行为模式。一个很好的例子是：一只猩猩被关在一个屋子里，屋子的一角放着一个可挪动的箱子，另一角的天花板上吊着一串香蕉，猩猩仅站着是无法够到这串香蕉的。经过相当长时间的思考，猩猩最终把箱子挪到香蕉底下，站到箱子上面而摘到了食物。哺乳动物——尤其是年幼个体——的即兴玩耍展示了另一种类型的意识体验(见第 7 章)。

8.3 意识的进化

就本书的目的而言，我们并没有必要对意识在一般动物进化过程中的起源作详尽的探讨，但是至少下面几个问题值得提出来讨论：进化过程中，心智或动物的意识是怎样在此前无意识的世界里萌发的？动物在进化发展中体验到内心事件最早是什么时候？到底早在进化的哪一时刻，内心体验的第一道曙光开始出现在漫无边际的无意识黑暗世界里？这样的内心事件必定和脑中正在运作的神经事件有关，但要问的是，这样的神经活动是怎样改善脑的运作性能从而有益于进化生存的？最后，什么是内心事件的实体形态？这里所说的实体形态所在的世界，迄今为止可以认为和物理世界(即物质和能量的世界)是同一的。

如果我们像神经心理学者那样来研究简单生物体(即使是像蜜蜂那样复杂程度的简单生物体)，我们大概可以用遗传本能附加学习的概念来解释它们最复杂的行为。动物的本能表现是以由遗传指令确定的神经系统及其相关结构的个体发育结果为基础的。而学习是突触经不断使用后效力有所增长的结果(第 7 章)。因此我们可以完全保持在唯物主义的范畴内。迄今为止对鸟类和哺乳动物以下动物物

种的行为研究得最多的，是蜜蜂的行为，但是我不赞同格里芬因蜜蜂的舞蹈具备精巧的时空模式符号编码而认为蜜蜂有内心体验的设想。假设蜜蜂知道它们自己在做什么是没有道理的；蜜蜂的脑子太小，其组织结构过于刻板(Strausfeld，1976)。

即使是在两栖动物水平上，也可以以简单的视觉识别(虫子检测器)和反应机制来解释青蛙非常有效的捕蝇动作。洛伦茨(Lorenz，1971，1977)以他对鸟类的丰富经验描述了一些反映鸟类内心状态的行为模式。索普(Thorpe，1974，p. 299)作了鸟类识别数字的实验，他依此得出结论道："我们有极为确凿的证据表明，动物能就数目的性质作内心抽象表达，而人类幼儿做到这一点的唯一途径是有意识的脑活动。"

看来，我们研讨意识的种系发生史问题的范围已经缩小到只包括鸟类和哺乳动物了。最简单的策略是直接研究最高等的非人类动物——类人猿——的意识功能特性(在第 4、第 5、第 6 和第 7 章里已经展开)。

毫无疑问，家养驯化动物(狗、猫和马等)具备内心体验。我觉得，幼年动物的玩耍活动是意识的一个令人信服的准据；而好奇心、情绪表达，尤其是专注的依附感也同样令人信服。当然，我们在将假定的动物内心状态和人类体验到的内心状态作类比时必须特别小心。毕竟我们和动物之间无法像人际间那样作微妙的符号交流。

我们现在可以问：内心体验以及相关脑活动的出现到底带来了什么好处？比如，詹姆士(William James)提出心智是脑获取的特性，但逐渐变得过于复杂而无法自控。也有人提出意识的价值在于其给动物带来某种整体体验。这一想法可就视觉经验而言作进一步的展开如下。

过去的20年，对猫和猴脑的视觉信息处理机制作了极大量的科学研究(图6.2—图6.6；6.4节)。在对视觉信息的序列处理过程中，脑对呈现在视网膜上的原初图像的特征作逐级累进的抽象(图6.1)。而且在这种神经信号处理的任一阶段上并不存在任何神经元参与原初图像的最终重建，而是各自只对某种特定的图像有响应，比如神奇的“祖母细胞”，只有当看见祖母的时候才发放神经脉冲。但是，我们确确实实感知到了这幅图像。图6.6中TE区的罕见的特征检测神经元可能部分地是个例外。极为多种多样的神经元活动模式携带着可能用于图像重建的编码信息，但看来仅靠大脑皮层神经机制不可能完成这样的整体运作(见Weiskrantz，1974)。然而，图像重建确实存在于我们的意识体验里，好像我们睁开双眼就能魔幻般地看见该图像一样，而且内心图像也会随时间而变化，看上去完全和视觉输入同步。视觉皮层以及更高级的皮层脑区的复杂神经处理运作所携带的编码信息表达在大脑皮层神经活动的时空模式里(Creutzfeldt，1987)。可以推测，进化过程中，内心意识体验的萌发是和视觉信息神经处理机制的进化同步的，这对指导动物的行为有关键作用。

为较低等动物导向的较为简单的视觉输入，可能并没有整合成一幅完整视觉图像的必要。比如，就前面提到过的例子来说，青蛙的视觉系统可能无须整合运作就能发挥功效。但就高等动物、鸟类和哺乳动物的有极大改进的视觉系统而言，内心整合图像可能在面对自然选择时有很大的好处。而且，这样的整合还有可能包括其他感觉输入(听觉、嗅觉和触觉)而产生我们所享有的一元化的内心体验(第9和第10章)。

因此，我们的假说又进了一步，可以认为进化中内心体验的出现为高等动物脑的多种感觉输入提供了一个整合的机制。具备较简单

的神经系统、较有限的感觉输入和行为输出的动物，对这种超出其中枢神经系统所能的整合，并无所求。必须认识到，这一假说对内心体验在纯粹物质世界里神秘的进化发生并没有作出解释，而只是提出内心体验的萌发怎样给具有内心体验的动物的进化带来了好处。

现代达尔文进化论是有缺陷的，因为该理论根本就没有认识到由活生生的生物体所具备的内心体验带来的不同寻常的问题。内心体验是非物质状态的东西，属于和先前有全面充分理解的物质—能量世界完全不同的另一个世界。笛卡儿哲学认为只有人类具有意识体验，意识是神造灵魂的产物，其他高等动物并不具备内心体验而只是像机器一样的自动机。这样的解释也是不可接受的。泛心灵论对这个问题的回避也是同样不能接受的(Popper and Eccles, 1977)。

进化论学者对动物进化中精神作用(mentality)的出现给他们唯物主义理论带来的巨大不解之谜置若罔闻，这一点非常令人不安。比如，迈尔(Mayr, 1973)的经典著作《动物物种和进化》(*Animal Species and Evolution*)、莫诺(Monod, 1971)的《偶然性与必然性》(*Chance and Necessity*)，或者是威尔逊(Wilson, 1975)的《社会生物学：新的综合》(*Sociobiology: The New Synthesis*)都只字不提精神作用的进化。正如格里芬(Griffin, 1976)在他《动物意识问题》(*The Question of Animal Awareness*)一书里已经陈述的那样，这种回避态度可能是因为行为主义的教条仍然主导着生物学的主张和思潮。但是，至少就高等动物而言，我们现在必须承认“动物意识”(animal awareness)的存在性，这对进化论学者来说是一个挑战。科学发展到今天，光是回避这个问题已经无法搪塞过去了。

波普尔(Popper, 1982, p.150)指出：“意识在动物王国里的萌发是和生命本身的起源同样巨大的未解之谜。不过尽管谜底尚未解

开，我们可以假定，意识是进化的产物，是自然选择的结果。”

我认为，意识的萌发是挂在正统进化论橱窗里的一具骷髅。同时我们也认识到，尽管整体体验的概念赋予意识的出现以内涵，但还没能解释意识是怎样诞生的。只要我们还把意识绝对看作是物质世界里的一个自然过程，意识对我们，就和对正统进化论学者一样，仍然高深莫测。

8.4 心脑问题的哲学

我们在第4章(图4.2)里已经介绍过，如果世界Ⅰ是指宇宙间的物质—能量世界，世界Ⅱ是指各种主观体验和意识状态的世界，波普尔(Popper，1972)提出在传统的两个世界之上附加一个代表文化和文明的世界Ⅲ。基于世界Ⅰ和世界Ⅱ，我们可以对目前有关心脑关系的各种理论作一个概述(图8.1)。

世界Ⅰ = 包括大脑在内的所有物质世界
世界Ⅱ = 所有主观或精神体验
物质世界 I_P = 不包括精神状态在内的所有物质世界
精神世界 I_M = 与精神状态有关的极小一部分物质世界

极端唯物主义：世界Ⅰ = 物质世界 I_P；精神世界 $I_M = 0$；世界Ⅱ = 0。

泛心灵论：整个世界是世界Ⅰ和世界Ⅱ，世界Ⅰ或世界Ⅱ并不单独存在。

机械行为说：世界Ⅰ = 物质世界 I_P + 精神世界 I_M；精神世界 $I_M \rightarrow$ 世界Ⅱ。

心脑同一论：世界Ⅰ = 物质世界 I_P + 精神世界 I_M；
精神世界 I_M = 物质世界Ⅱ(同一之所在)。

二元身心交互作用论：物质世界Ⅰ = 物质世界 I_P + 精神世界 I_M；
精神世界 $I_M \leftrightarrows$ 世界Ⅱ；
这种交互作用发生在联络脑区(liaison brain)，
LB = 精神世界 I_M。
因此世界Ⅰ = 物质世界 I_P + 世界 I_{LB}，
和世界 $I_{LB} \leftrightarrows$ 世界Ⅱ。

图8.1 各种有关心脑关系理论的示意图。详细描述见正文。

我们在8.2节和8.3节里已经指出，除了极端唯物主义外，大家一般都公认，意识存在于像思考(thinking)这样的精神事件里。我们当然只能主观地体验到思考，而无法像我们用感知来感受周遭环境那样作客观的确认。我们通过和他人交谈得以确认意识的存在，从而赋予这样的体验以主观的地位。对这一检验标准的一个试验是对错觉(illusion)和幻觉(hallucination)的相互核查，尽管经历错觉和幻觉的人本人解释其感受为客观的、属于世界Ⅰ的，错觉和幻觉确是完全属于世界Ⅱ的。再比如，做梦看上去属于客观世界，但事实上并不属于世界Ⅰ而是完完全全地属于世界Ⅱ。当然，和做梦过程同步地，可在做梦者的大脑和身体内检测到客观的世界Ⅰ的存在和运作，但旁人无法知晓其梦境的内容，除非做梦者醒来后讲述给旁人听。

有关心智的唯物主义理论有许多种，可以概括为图8.1所示五种理论的前四种。极端唯物主义(radical materialism)自我淘汰了。其他三种唯物主义理论都承认心智或精神事件的存在，只是没有给予独立的地位。按照这三种有关心智的唯物主义理论，内心状态是物质或物质世界的一个属性，不是所有物质的属性(如泛心灵论，panpsychism)就是存在于高等动物和人类高度有组织的神经系统里的特殊形态物质的属性。其中，对机械行为说(epiphenomenalism)将不再深究，因为近几十年来已被心脑同一论(identity theory)所取代，后者则是由法伊格尔(Feigl，1967)首先完整地提出来的。波普尔说，

> 这四种理论都认为，物质世界(世界Ⅰ)是自主的(self-contained)或*封闭的*(closed)。……物质世界Ⅰ封闭性的物理主义原则，作为物理主义或唯物主义特有的原则，对这些理论具有

决定性重要意义。(Popper, 1977, p.51)

迄今为止，很难找到哲学家对等同于精神事件的准确神经事件的论述。法伊格尔的陈述相对而言最清楚。他说，

> 我想要澄清和为之辩护的心脑同一论主张，每个有意识的人类个体“生活经历”的直接经验状态，以及我们确信某些高等动物也具有的这种状态，是和这些生物体的神经运作(中枢神经系统，可能尤其是大脑皮层运作)的某些方面(大概是结构组成方面)相等同的。……这种状态在神经生理学上是指高度分布式的复杂神经元发放模式。(Feigl, 1967, p.79)

同这些唯物论和二元平行论(parallelist theories)大相径庭的是各种二元身心交互作用论(dualist-interactionist theories，图 8.1 中的最后一种理论)。后者的基本特征是，认为心智和大脑是相互分开独立的存在，大脑属于世界Ⅰ，心智属于世界Ⅱ，两者之间有某种交互作用(容后详述)。因此，世界Ⅰ和世界Ⅱ之间有一道边界，而跨越这道边界有双向的交互作用(见图 4.2 和图 8.5)，可以想象这种交互作用是一种信息流而不是能量流。这样，我们得出了一条不同寻常的教义：物质—能量世界不是完全封闭的，这也是经典物理学的一条基本教义，即各种守恒定律。相反地，我们已经看到，所有有关心智的唯物主义理论费尽心机地企图保持世界Ⅰ的封闭性。

8.5 心脑问题的实验测试

由于我们可以假定高等动物尤其是灵长类具有意识，就本书的特

定议题而言，我们所要问的问题是：在原始人进化期间猿人大脑急剧发展的过程中(第 2—7 章)，心脑交互作用发生了怎样的变化？ 对类人猿迄今尚缺乏科学实验研究，但对同属高等灵长类的猴和狒狒的研究结果可用来作为古代类人猿的模型。

想要在可控感觉输入(视觉、听觉和触觉)实验条件下对高等灵长类的意识体验做严谨的研究是不可能的，尽管有一些类似趣闻轶事的报道(我们在第 4—7 章里讲到过几则)。 高等灵长类不具备表达其经验感受的语言能力，尽管它们能运用图 4.1 所示的两个低层次水平的语言来通报其经验感受。 相反地，我们可以对高等灵长类动物在做与任何激发感觉输入无关的“随意”决定(即心对脑的作用)时的脑进行实验研究。

图 8.2 所示的实验设计(Brinkman and Porter, 1979)里，恒河猴已经经过训练学会了如下操作：每当它想要食物奖励时，只要把水平杠杆(L)拉到目标区域内就能得到食物。 对猴的唯一限制是其头部被固定以便对其大脑活动做记录。 对猴没有施加任何激发信号，猴可以随时、随手、随其所愿地拉动杠杆。 有许多证据表明，对运动的随意启动主要地和辅助运动脑区(SMA)有关(图 3.3 和图 4.3)。实验开始之前，对猴做麻醉开颅手术并把记录设备固定在其头盖骨上(图 8.2)，以便在做实验时将一微电极插入 SMA 记录该脑区内单个神经元的响应。

如果 SMA 的确涉及对运动的随意启动(Eccles, 1982b)，那么该脑区的许多神经元就会早在运动皮层神经元发放脉冲而导致运动动作之前发放脉冲。 SMA 神经元(图 8.3a)比造成运动的肌肉动作电位(图 8.3b)要早 250 毫秒开始发放。 SMA 神经元对另一只手的随意动作也是同样地提早发放脉冲(图 8.3c)。 94%的 SMA 神经元是双侧

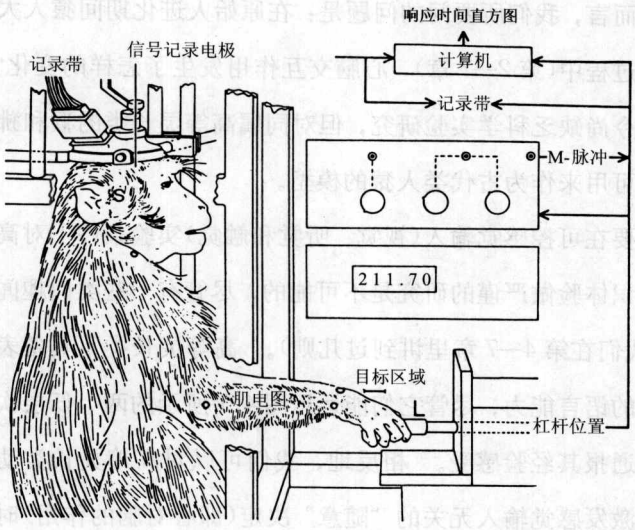


图 8.2　记录猴完成运动任务期间运动前皮层神经元活动的实验示意图。猴已经经过训练学会了把水平杠杆(L)拉到目标区域。对猴手臂上适当的肌肉也同时做肌电图记录(见图 8.3b)。(Brinkman and Porter, 1979. with permission Amer. Physiol. Soc.)

响应神经元，对任何单侧身体的运动任务都做响应。猴拉杠杆的动作是自我定速的，一般每次都能得到食物奖励。为致使前臂动作，运动锥体细胞沿锥体束下传的脉冲发放(图 3.6)一般要比肌电图(EMG)记录到的肌肉响应早 40—60 毫秒，最早的也只是在肌肉响应前 140—120 毫秒(Evarts, 1972)。因此保守地估计，图 8.3 的 SMA 神经元的脉冲发放要比运动锥体细胞最早的发放还要早大约 100 毫秒。

许多实验都发现了这种 SMA 神经元的提早脉冲发放现象。图 8.3 里的实验揭示了猴是怎样能够以精神意向(mental intention)来同时激活位于大脑两半球的 SMA 神经元的。由图 3.13 可见，其他并联神经回路也可以由一个精神意向(或一个想法念头)而激发活动，但最直接的神经回路连接线是 SMA 神经元的活动，后者继而激活运动

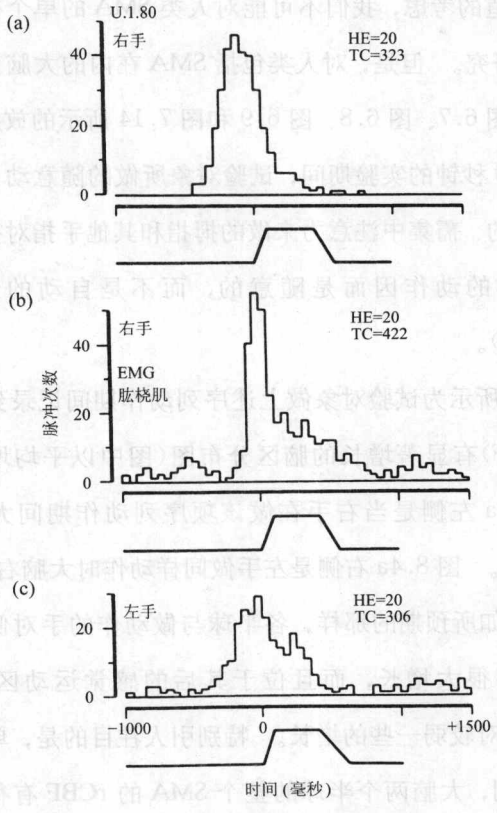


图 8.3　用右手(a)和左手(c)拉动杠杆时和手肘弯曲有关的神经元发放模式。(b)是近响应时间直方图，显示了具代表性的手肘曲肌—肱桡肌在右臂作图(a)所示的 20 次拉动动作期间的肌电图记录。比较(a)和(b)可见，神经元发放开始增长远早于肌电信号的增长。大多数神经元的发放模式和肌电图的变化相对应。(HE = 事件直方图：拉动次数；TC = 20 次拉动动作期间的脉冲数。)(Brinkman and Porter, 1979. with permission Amer. Physiol. Soc.)

皮层(motor CX)的锥体细胞[可能同时受到运动前皮层(assn CX)的调制]，其神经脉冲发放沿锥体束(图 3.6)下传而导致和拉动杠杆有关的肌肉收缩。布林克曼和波特(Brinkman and Porter, 1983)描述了一个随意意向是怎样引起 SMA 和运动前皮层多种多样的神经元响应从而完成拉动杠杆的复杂动作的。

基于人道的考虑，我们不可能对人类 SMA 的单个神经元做如图 8.3 所示的研究。但是，对人类包括 SMA 在内的大脑皮层各脑区的活动可以用图 6.7、图 6.8、图 6.9 和图 7.14 所示的放射示踪技术来研究。在 40 秒钟的实验期间，试验对象所做的随意动作是一个经训练才能学会的、需集中注意力来做的拇指和其他手指对捏的复杂序列动作。这样的动作因而是随意的，而不是自动的运动（Roland *et al.*, 1980）。

图 8.4a 所示为试验对象做上述序列动作期间记录到的区域性脑血流量（rCBF）有显著增长的脑区分布图（图中以平均增长百分数标出）。图 8.4a 左侧是当右手在做该项序列动作期间大脑左半球的 rCBF 分布图。图 8.4a 右侧是左手做同样动作时大脑右半球的 rCBF 分布图。正如所预期的那样，各半球与做动作的手对侧的运动皮层区的 rCBF 有很大增长，而且位于其后的感觉运动区和手感区的 rCBF 也有相对较弱一些的增长。特别引人注目的是，单手完成序列动作任务期间，大脑两个半球的整个 SMA 的 rCBF 有很大的增长。正如所预期的那样，与做动作的手同侧的运动皮层区和感觉运动区的 rCBF 没有增长。在图 8.3a、图 8.3c 所示的对猴的实验里也同样观察到这种双侧 SMA 的同时激活。

图 8.4b 尤为引人注目，图中所示为试验对象在对序列运动任务做所谓“内心编程”（对动作序列做内心预习但并不做出实际动作）时的神经活动。值得注意的是，辅助运动脑区的 rCBF 有明显的增长，尽管比真做动作的时候要低一些。而且大脑皮层其他脑区的 rCBF 都没有明显的增长。图 8.4b 与图 6.9 和图 7.14 相像，默想引发了 rCBF 的显著增长，但在后二者的情况下这种增长涉及许多脑区，大概是因为对应的内心任务要比图 8.4b 复杂得多。

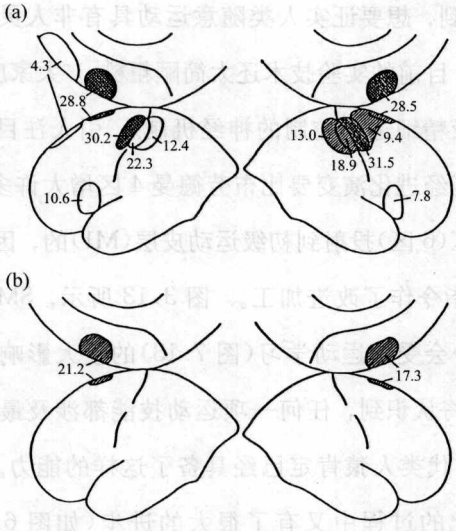


图 8.4 (a)对侧手做序列动作期间记录到的单侧脑半球区域性脑血流量(rCBF)平均增长百分比(对血流的扩散增长作了校正)。交叉阴影区脑血流量增长的统计显著水平在 0.0005；斜线阴影区，0.005；其他区域，0.05。左侧：左半球，基于五个试验对象的数据；右侧：右半球，基于十个试验对象的数据。(b)对序列动作做内心编程期间记录到的单侧脑半球区域性脑血流量(rCBF)平均增长百分比(对血流的扩散增长作了校正)。左侧：左半球，基于三个试验对象的数据；右侧：右半球，基于五个试验对象的数据。(Roland *et al.*, 1980. with permission Amer. Physiol. Soc.)

除了图 6.9、图 7.14、图 8.4 和图 10.3 所示实验以外，德梅特和罗伯逊(Desmedt and Robertson, 1977)和罗兰(Roland, 1981, 图 10.3)的其他实验还显示了由集中注意力的思考过程引发的大脑皮层活动。在他们的实验里，试验对象的注意力集中在假定要被触摸的单个手指上，结果导致了大脑皮层神经电响应的变化或大脑皮层适当脑区 rCBF 的增长。因此，精神集中也会导致皮层神经元的兴奋。

图 8.3 和图 8.4 所示的两个实验呈现了一对互补的技术，揭示了猴和人在有做出动作的精神意向时，其 SMA 神经元会兴奋。看来在原始人进化过程中，引发“随意”动作的方式并没有发生实质性的变

化。必须认识到，想要证实人类随意运动具有非人灵长类所不可能有的精湛技巧，目前的实验技术还太简陋粗糙。大家应该记得在3.4节里我们曾论及精细运动控制的神经机制。引人注目的是，原始人的布劳德曼6区经进化演变要比布劳德曼4区增大许多。SMA是经过运动前皮层区(6区)投射到初级运动皮层(M1)的，因此6区可能对SMA到M1的指令作了改进加工。图3.13所示，SMA经丘脑传到运动皮层的指令会受到运动学习(图7.13)的重大影响而得到进一步的改进。我们将认识到，任何一项运动技能都涉及最为复杂的大脑功能特性，而古代类人猿肯定已经具备了这样的能力。这种能力在随后原始人进化的过程中又有了很大的进步(如图6.10和图6.11所示)。

我们在8.2节、8.3节和本节里已经论证了高等动物具有内心体验，这种属于世界Ⅱ的活动能对属于世界Ⅰ的大脑皮层事件有效地发挥作用。现在是时候让我们用如图8.5所示的示意图，来描述这一重要的交互作用，而且必然属于二元心脑交互作用论的框架。图的上半部是包括各种外在感觉(Outer Sense)和内在感觉(Inner Sense)属性在内的世界Ⅱ，而下半部是大脑皮层(世界Ⅰ)的一部分——以垂直虚线标出的联络脑区(Liaison Brain，图3.4和图7.6)模块。有实验证据表明(Roland and Friberg，1985，图12)，初级运动和感觉脑区与内心并没有直接的联络。图中以双向箭头表示跨越两个世界边界的交互作用。尽管为示意方便起见，世界Ⅱ画在了联络脑区的上方，但实际上若要给出其位置，世界Ⅱ应该是在皮层里面，正如双向箭头标出的那样，箭头的起点和终点都是在大脑皮层内。由图8.5可见，如果摘除了高等动物的大脑皮层，该动物就会变成没头脑的自动机。巴德(Bard，1968)对摘去皮层的猫所做的实验恰恰证实了这

一点。

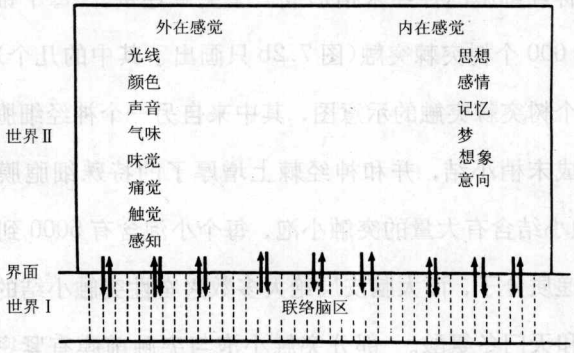


图 8.5　哺乳动物大脑心脑交互作用信息流示意图。世界Ⅱ的两个组成部分，外在感觉和内在感觉，和属于世界Ⅰ的联络脑区之间的通讯以箭头表示。哺乳动物拥有一个对应于它们意识的世界Ⅱ，而且它们的世界Ⅱ和图 9.5 中人类的世界Ⅱ共享同样的外在感觉和内在感觉的一般属性，只是前者完全不具备只有人类才有的中心范畴：心理(Psyche)、自我(Self)或灵魂(Soul)。

与图 8.5 相似的表示人类心脑交互作用的示意图将在第 9 章里给出(图 9.5)。

8.6　涉及心脑相互作用的神经元结构

对心脑问题的进一步认识有赖于对大脑皮层神经元以及致使它们相互兴奋的、称作突触的紧密连接微小接触点(图 7.2a)做详尽的研究。当一个神经元被激活时，该神经元会发放一个神经脉冲，该脉冲沿该神经元的轴突传到与其他神经元相连接的突触，从而参与了对其他神经元的激活并使后者也可能发放一个神经脉冲。神经细胞的基本运作过程是：有足够数量的神经脉冲汇聚到一个神经元的(几百个)突触上而激活该神经元，后者紧接着发放的一个神经脉冲沿其分支放射的轴突而激活几百个其他神经元的突触。

图 7.2b 为大脑皮层一神经细胞的示意图，其细胞体接受来自其

顶端树突的输入，其顶端树突上有大量的神经棘，每个神经棘都和来自另一个神经细胞的神经末梢形成一个突触连接。每个锥体细胞大约拥有 10 000 个树突棘突触(图 7.2b 只画出了其中的几个)。图 8.6 所示为一个树突棘突触的示意图，其中来自另一个神经细胞的神经纤维膨大形成末梢小结，并和神经棘上增厚了的特殊细胞膜作紧密接触。突触小结含有大量的突触小泡，每个小泡含有 5000 到 10 000 个特殊突触递质分子，而大脑皮层绝大多数兴奋性突触小结的递质分子是谷氨酸和天门冬氨酸。部分突触小泡与突触前膜有紧密接触，而后者则和突触后膜只以极为狭窄的突触间隙为间隔。突触小泡往往排列在突触前膜上的密集突起(dense projection)之间。

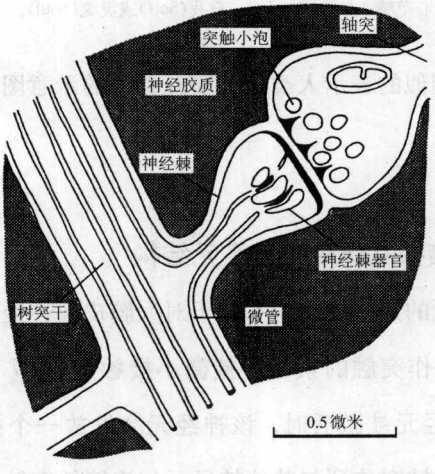


图 8.6　树突棘突触示意图。突触小结包含突触小泡和突触前膜上的密集突起。(Gray, 1982. with permission of Elsevier Science Publishers.)

对突触结构的进一步分析，尤其是采用阿科特和他在苏黎世的助手们(Akert, *et al.*, 1975)的冷冻断裂技术，提供给我们图 8.7a 所示的理想化了的棘突触示意图，图中用剖面显示了突触的深层结构。

图 8.6 所示突触小泡和突触前密集突起的相对松散的排列，在图 8.7a 左上角插图中表现为精确紧密的镶嵌排列，其中突触小泡的六边形阵列镶嵌在突触前密集突起的三角形阵列之间。这种集成结构被称为突触前蜂窝状网格(presynaptic vesicular grid)，可认为具有类晶体的构造特性。大脑突触小结具有如图 8.6 和图 8.7a 所示的单一突触前蜂窝状网格构造。

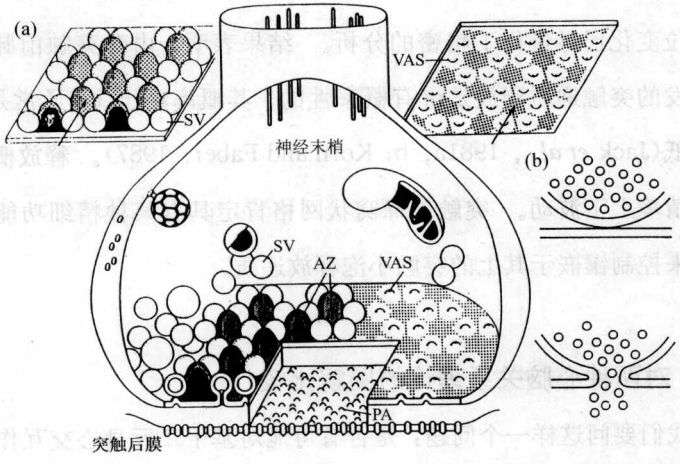


图 8.7 (a)哺乳动物中枢神经突触示意图。突触前密集突起形成所谓的活动区(active zone, AZ)。突触后膜内粒子只聚集在与突触前活动区对应的区域里面。[SV = 突触小泡；PA = 突触后膜上的粒子聚集(postsyn)。] 注意左上方插图所示突触小泡以六边形阵列排列，右上方插图所示突触小泡的附着位置(VAS)。详细描述见正文。(Akert *et al.*, 1975, by permission Raven Press, NewYork.)(b)突触递质释放到突触间隙的两个阶段。(Kelly *et al.*, reproduced with permission from the *Annual Review of Neuroscience*, vol. 2 © 1979 Annual Reviews, Inc.)

对到底有多少个突触小泡镶嵌在突触前蜂窝状网格中，目前只知道一个大致的数目，通常在 30 个到 50 个。因此，每个突触小结所含有的大约 2000 个突触小泡中，只有非常少的一部分镶嵌在突触前蜂窝状网格的释放区里。其余绝大多数突触小泡松散地排列在突触小结内(如图 8.6 和图 8.7a 所示)。

图 8.7b 放大显示了一个与突触前膜相接触的、含有神经递质分子的突触小泡，图 8.7a 左下侧可见两个这样的突触小泡。图 8.7b 下方所示为突触递质分子被释放到突触间隙的过程，图 8.7a 左下侧也可见一个这样的突触小泡。如图 8.7a 右下侧所示，如果除去突触前膜上的突触小泡和密集突起，可见突触小泡的附着位置(VAS)呈六边形阵列排列(也显示在右上方的插图里)。

用细胞内微电极对单个突触前脉冲激活单个突触小结引发的突触后单位变化已经进行了精密的分析。结果表明，由对突触前脉冲响应引发的突触递质释放是带有概率性的，其概率小于 1，通常是 0.5 或更低(Jack *et al.*, 1981a, b; Korn and Faber, 1987)。释放概率可能按情境上下波动。突触前蜂窝状网格肯定具有某种精细功能组织结构来控制镶嵌于其上的突触小泡释放递质。

8.7 对两种心脑关系理论的图解比较

我们要问这样一个问题：是否有可能对基于二元身心交互作用论(图 8.1)或基于心脑同一论提出的预测做实验检验？图 8.8a 所示的简单图解体现了心脑同一论的基本特性。按照法伊格尔(Feigl, 1967)的说法，精神—神经同一性(mental-neural identity)只发生在高级脑区(尤其是在大脑皮层)的神经元或神经元系统里。这样的神经元可以称为精神—神经事件(mental-neural event，简称 MNE)神经元，而大脑的其他神经元(尤其是涉及神经输入和输出通路的神经元)只是简单神经事件(neural event，简称 NE)神经元(如图 8.8a 所示图解)。心脑同一论预测，由于在特定情况下 MNE 神经元的发放与精神事件同步(同一性之所在)，MNE 神经元是可以被鉴别出来的。但是，MNE 神经元的信号发放当然是对来自其他 MNE 或 NE 神经元输

入的响应，因此是不可能由精神事件来确定或改变其信号发放的。这就是前面提到过的物理世界的封闭性(closedness of the physical world)(Popper and Eccles, 1977)。

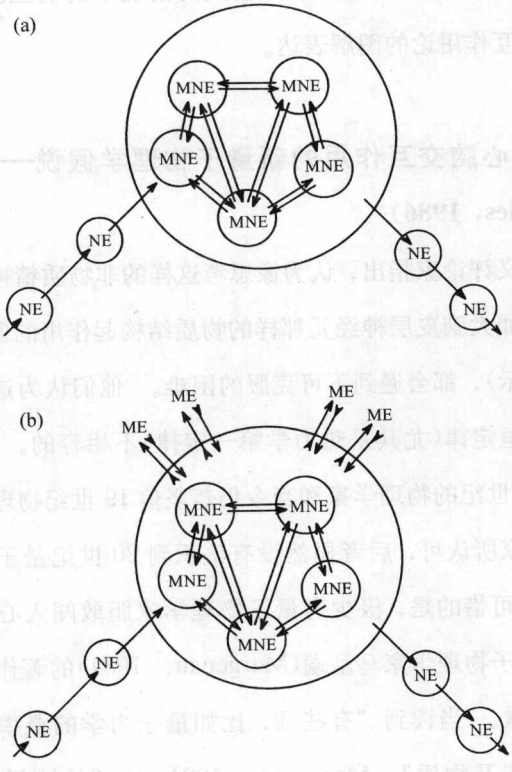


图 8.8　心脑关系理论图解。(a)心脑同一论。(b)二元身心交互作用论。圆圈代表神经元集合。NE 代表常规神经元，只对神经事件做响应。MNE 代表对精神事件和神经事件都做响应的神经元，会合在代表高级神经系统的大圆圈内。在(b)图内，ME 箭头代表对 MNE 神经集群的精神影响。图(a)和(b)中的所有其他箭头表示神经通讯的寻常通路，以及 MNE 神经元之间的交互作用。

然而，(如图 6.9、图 7.14、图 8.3a、图 8.3c、图 8.4b 和图 9.3 所示)内心产生的思想能强烈激活大脑皮层特定脑区内的神经元的实证，对图 8.8a 所示图解提出了质疑。这些科学实验发现要求在图解

中加上来自精神事件(mental event，简称 ME)本身的输入，图 8.8b 里以附加箭头表示。 MNE 神经元的信号发放因而表现出不同于没有来自(如图 6.10、图 7.14、图 8.3、图 8.4、图 9.3 和图 10.3 所展示的)注意、默想或意向等精神事件输入的情境下的响应。 图 8.8b 是二元身心交互作用论的图解表达。

8.8 有关心脑交互作用的新量子物理学假说——微位假说(Eccles，1986)

唯物主义评论家指出，认为像思考这样的非物质精神事件可以以某种方式对如大脑皮层神经元那样的物质结构起作用的假说(如图8.5和图 9.5 所示)，都会遇到不可克服的困难。 他们认为这样的作用是与物理学守恒定律(尤其是热力学第一定律)不相容的。 这样的异议当然能为 19 世纪的物理学家和当今仍然坚信 19 世纪物理学的神经科学家和哲学家所认可，后者显然没有认识到 20 世纪量子物理学家发动的革命。 可惜的是，极少有量子物理学家胆敢闯入心脑问题的领地。 但是量子物理学家马基瑙(Margenau， 1984)的著作对此作出了基础性的贡献。 当读到“有些场，比如量子力学的概率场，既不具有能量也不涉及物质”(Margenau， 1984， p. 22)这样的句子的时候，的确令人感到与 19 世纪物理学相比，确实发生了引人注目的转变。 他指出，

> 像大脑、神经元和感觉器官这样非常复杂的物质系统，其组成成分小到足以要受到量子概率定律的支配，即这些物质器官具有多种可能的变化状态，而每种状态则以一定的概率出现；如果某种变化发生时需要能量，或需要比其他变化或多或少的能量，

错综复杂的生物体会自动地提供。但不会要求心智来提供这种能量。(Margenau，1984，p.96)

马基瑙得出结论道，

可以认为心智是一种场，是物理学意义上可以接受的场。但其作为一种非物质的场，可能和概率场最类似。(Margenau，1984，p.97)

更准确地说，心脑交互作用的二元论假说的最初陈述是，整个精神事件世界(世界Ⅱ)是一种和物质—能量世界(世界Ⅰ)一样自主的存在(图4.2)。而我们在这里论及的交互作用论假说并不涉及这种本体论问题，而只是与精神事件对神经事件起作用的方式(图8.5和图9.5中跨越边界的下行箭头)有关。马基瑙(Margenau，1984)的假说是，心脑交互作用和量子力学的概率场类似，没有质量也没有能量，但却能有效地在微位(microsite)上起作用。更明确地说，意向或有计划的思考所涉及的精神集中可能以一种类似于量子力学概率场的过程来引发神经事件。

我们可以发问：什么样的神经事件可能是由类似于量子概率场的精神事件引发的？对突触机制特性的新近发现可能已经为我们提供了答案。突触是一个神经元与另一个神经元发生通讯的位点(图8.6和图8.7)，尤其是完成具体运作的微位。

这里要问的第一个问题涉及量子力学概率场所能产生的效应的幅度。突触小泡的质量是否过大而不在海森伯不确定度原理的范围内？

由图 8.7b 可见，突触递质释放过程仅仅涉及不厚于 10 纳米的双层膜上极小面积的移位。如果该面积是 10 纳米见方，这样的粒子的质量也只有 10^{-18} 克，的确在量子力学和海森伯不确定度原理的范围内(见 Eccles，1986)。尤其是突触递质释放时，突触小泡已经附着在突触前蜂窝状网格的特定位置上，因此突触递质释放并不取决于粒子在黏性介质里的移动。我们假设的精神影响作用只是意味着，对已经附着到位的突触小泡的递质释放有选择的作用。对已经附着在突触前蜂窝状网格上的突触小泡，只以远低于 1 的概率释放突触递质(Jack *et al.*，1981a；Korn and Faber，1987)。我们因此可以得出结论道：基于海森伯不确定度原理的计算表明，附着在突触前蜂窝状网格上的突触小泡(图 8.7a)完全可能被精神意向以和量子概率场类似的方式挑选出来释放突触递质。如图 8.7b 所示，这一触发突触递质释放的运作可能同时同地由递质分子从高浓度到低浓度的落差来补偿。在量子力学里，微位上的能量可以暂借，只要立即得以补偿就行。所以，这样的突触递质释放过程并没有违反物理守恒定律。

要问的第二个问题涉及量子力学概率场所能产生的效应(通常只涉及单个突触小泡的释放，图 8.7a、图 8.7b)的数量级。单个突触小泡释放的效应对改变哪怕是极小一部分脑区的神经活动模式也小了好几个数量级。但是，大脑皮层的每个锥体细胞具有数千个类似的突触小结(图 7.2b、图 7.3b、图 7.6)。按照微位假说，突触前蜂窝状网格为精神意向随意自由地(by choice)选择某个突触小结的某个突触小泡来释放突触递质提供了机遇(chance)。这有可能发生在当时激活了的整群棘突触上。由于每个皮层锥体细胞有大约 10 万个棘突触，这有可能同时涉及数千个突触(Szentágothai，1978，1983)。

我们现在来探讨以上所假设的微观神经事件的结构。哺乳动物

大脑皮层的一个引人注目的结构特征是位于第Ⅱ、第Ⅲ和第Ⅴ薄层锥体细胞的顶端树突排列成束或成团地攀缘到第Ⅰ薄层(Fleischhauer, 1974; Feldman, 1984; Peters and Kara, 1987)。图 7.6 部分地描绘了三个这样的顶端树突紧密地成束排列在一起。树突成束排列是大脑皮层所有脑区的共同特征，可见于大脑皮层第Ⅳ薄层的弦切面内。平均而言，每束含有来自大约 30 个第Ⅴ薄层锥体细胞的树突，横断面直径为 50 微米左右，和相邻树突束的间距也在 50 微米左右。而来自第Ⅲ和第Ⅱ薄层树突束所涉及的锥体细胞数目有所递增，近皮层表面时可达近 100 个。按彼得斯和卡拉(Peters and Kara, 1987)的说法，树突束是大脑皮层结构的一个微观单元，可称之为树突丛(dendron)。他们还提出，树突丛就是和单个精神事件交互作用的微观神经事件的皮层结构。人类大脑皮层具有极大量的这种树突丛，大约有 4000 万之巨。

基于微位假说，我们提出如图 8.9 所示的一元化假说。图中绘有三个树突丛(神经单元)，每个树突丛为一个*精神单元*(mental unit)或*心元*(psychon)所渗透(图中以实心方块、空心方块和圆点标出)。对这种一元化关系存在不少的证据(Eccles, 1989)，而且一元化假说具有极大的简明性和极强的解释能力。和心脑同一论(图 8.1)不同的是，世界Ⅱ具有完完全全的自主性。通过一个心元(比如以实心方块标出的)起作用的一个精神意向，拥有排列在树突上的、数万个激活了的突触前蜂窝状网格及其上的突触小泡等待着被选择。

就大脑到心智的反向作用过程而言，我们有必要对我们的假说作如下的扩充。每当一个心元(依照量子概率场)成功地选择了一个突触小泡释放其递质(图 8.7)，这个“微观成功”(micro-success)被该心元记存以转播到整个精神世界(图 9.5 中的世界Ⅱ)。感知取决于

一个有向注意(directed attention)激活一个特定的皮层脑区，正如图10.3中试验对象期待其手指被触摸的实验所展示的那样。当心元从其树突丛的数万个突触前蜂窝状网格里成功地同时选择了大量突触小泡的时候，其幅度当然可能是非常大的。该心元的“成功”信号当然地会把该单元的特定经验属性带进世界Ⅱ里。

当某种感觉输入导致一个树突丛的许多突触前蜂窝状网格强烈兴奋的时候，也就提高了与该树突丛相联的心元(图8.9)按量子概率场选择突触小泡释放递质的概率。这一“成功”被该心元所记存，并可将其经验属性转播到整个世界Ⅱ(图9.5)。上述过程看来已经跨

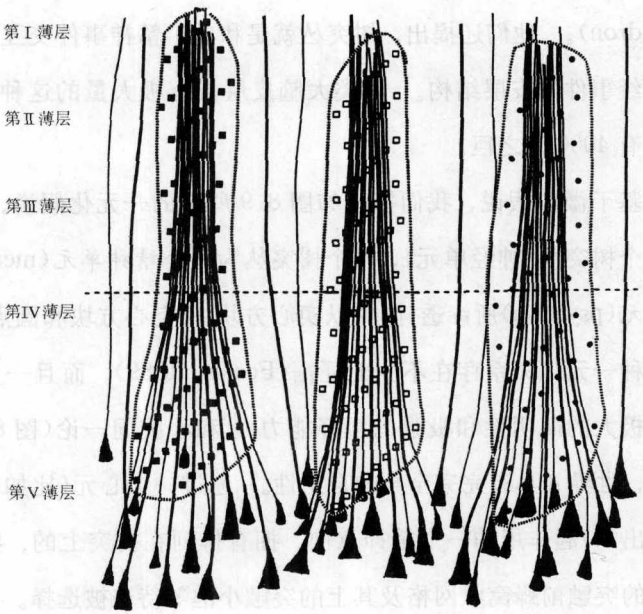


图8.9　三个树突丛示意图：大、中锥体细胞的顶端树突在第Ⅳ薄层开始聚集起来上升攀缘，越接近皮层表面聚集得越紧，从而形成所谓的树突丛。少部分顶端树突没有聚集到树突丛内。本图中顶端树突终止在第Ⅰ薄层内。实际上顶端树突在第Ⅰ薄层内形成釉丛分叉而终止，但因过于复杂而没有绘在本图里。本示意图的另一个主要特征是重叠于每个树突丛上的心元，每个心元以不同的记号来区分(实心方块、空心方块和圆点)。新皮层含有大约4000万个树突丛，每个树突丛都和其心元相联而提供具有各自特色的一元化体验。

越了心脑之间的界面。

众所周知，进入感觉神经系统的输入能产生感觉经验，现在我们可以对此观测作出一个尝试性的解释。比如，依照固定一元化联结的原则，V4 视觉脑区(图 6.4、图 6.6)的一个单一树突丛的兴奋跨越心脑界面(图 9.5)传到与其相联的心元(图 8.9 里圆点标出)而产生红色的感觉。我们的注意力则每时每刻将数百万个单元精神感知(心元)整合成我们享有的整体经验。

8.9 心脑问题的再思考

现在我们可以把世界 I 和世界 II 置于同等重要的主导地位来重温图 4.2、图 8.5 和图 9.5。世界 I 和世界 II 是两个完全不同的存在，这是我们必须接受的既成事实。以此为出发点，本章的内容可被认为是一个尝试：试图展示大脑微位所具备的充当这两个完全不同存在间通讯渠道的非凡特性。如果我们接受(图 8.3、图 8.4 和图 10.3 里实验所揭示的)精神事件能有效地对大脑起作用这一现实，其哲学意义是非常深远的。我们都有思想，我们的言行举止就好像我们至少对我们的举手投足具有某种控制和负有某种责任(尤其是我们的言谈举止)。但是还原论评论家坚持认为这肯定是一种错觉假象，因为这违反了物理守恒定律。我们现在可以理直气壮地回绝这种批评了。

依照微位假说，心脑交互作用密切地依赖大脑兴奋性突触的两个引人注目的特征。其一是突触前蜂窝状网格的结构和排列，而且通常每个突触小结只占有一个突触前蜂窝状网格(Akert *et al.*, 1975)。其二是突触前蜂窝状网格上突触小泡释放递质的概率特性，通常远小于 1，而且可随调制而上下波动(Jack *et al.*, 1981b; Korn and Faber, 1987)。

令人惊讶的是，在没有心脑交互作用的场合也同样存在具有这两个特征的突触。比如，一种金鱼脊髓里毛特纳细胞上的抑制性突触，成为研究突触小泡释放递质的概率特性的主要所在［见科恩和费伯(Korn and Faber, 1987)的详尽描述］。而且在组织学结构上(Triller and Korn, 1982)也具有一个和阿科特等人(Akert *et al.*, 1975)所述相似的突触前蜂窝状网格。另一个研究突触小泡释放递质的概率特性的主要所在是 Ia 传入神经纤维和运动神经元之间的突触(图 3.7; Jack *et al.*, 1981a)，该处同样和精神事件对神经事件的功能作用毫无关联。更令人惊讶的是，在一种海兔属软体动物的神经突触上也发现了突触前蜂窝状网格(Kandel *et al.*, 1987)。

显然，我们在此看到了另一个超前进化(第 6 章里引进的概念)的例子。在化学突触传递机制进化过程的早期，已经萌生了一种控制突触小泡释放的机制。突触前蜂窝状网格的功能设计是通过限制每个脉冲引发的递质释放概率远低于 1 来保存突触小泡，不然的话高频率的突触激活有很快耗尽突触小结内突触小泡储备的危险。同时也注意到，巨大的神经肌肉突触(Akert *et al.*, 1975)却被设计成每个脉冲能导致 100 多个突触小泡释放递质(Hubbard, 1973)。释放这样大量的突触递质(乙酰胆碱)对有效地使运动终板去极化是必要的。

现在我们回到讨论导致高等动物具有意识(见 8.2 节)的进化事件。正如波普尔所说的，

> 全面意识的萌发……的确是最伟大的奇迹之一。(Popper, 1977, p.129)

然而，我们现在至少可以指明一个内因，那就是突触前蜂窝状网格及

其控制突触小泡以低概率释放递质的机制。这样的机制可能按类似于量子力学概率场的方式作为精神事件的微位发挥作用，也因此变成超前进化的一个例子。起先是为化学突触的有效传递而进化得来了这种机制。随后在经过极为漫长的进化过程以后，按照微位假说，这种机制为心脑交互作用所利用而使高等动物变得有意识了。

人科动物进化的进一步发展使其开始具有自我意识，这将是第9章和第10章的主题。就自我意识而言，我们应该指出，精神事件控制神经事件的方式并没有发生根本性的变化。本章发展的微位假说将同样适用于经人科动物进化发展得来的具有自我意识的心智。因此，第8章起到了描述人科动物进化起点基线的作用，而随后的进化演变导致了负责自我意识的特定脑区(Creutzfeldt，1979；1987)。

第 9 章　自我的创生及其大脑

本章我们将论及人脑的一个非常显著的特征——不对称性，而且诸脑叶的不对称性与有意识的自我密切相关。因此我们有必要先对由人科动物进化演变得来的某些大脑不对称性作一个概述。

9.1　解剖上的不对称性

长期以来，对大脑不对称性的观测多互相冲突而不一致，但明显有差别的脑区却只有很少几个。围绕大小、重量和脑回分布等特征对大脑皮层的解剖结构进行观察，并没有发现任何明显的不对称性。考虑到大脑左右两半球功能特性的不对称性，这一点实在令人惊讶。

对猴和狒狒大脑所作的观测，也没有发现任何不对称性(Wada *et al*., 1975)。类人猿大脑的西尔维厄斯裂(图 4.3 和图 9.1)可能呈现出少许不对称：右半球的西尔维厄斯裂略高(LeMay and Geschwind, 1975)，而左半球的西尔维厄斯裂平均而言(45.7 毫米)略长于右侧 (43.7 毫米)(Yeni-Komshian and Benson, 1976)。

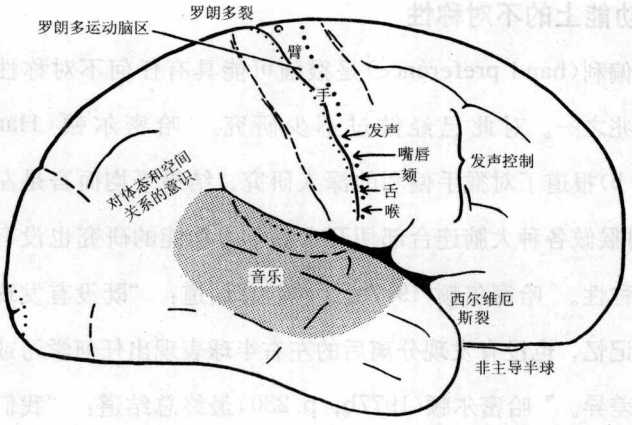


图 9.1　大脑右半球或次要半球的部分功能示意图。罗朗多(中央前)运动脑区和左半球(图 4.3)对称。假设的音乐信息处理脑区位于(右)颞叶。(改自 Penfield and Roberts, 1959。)

鲁宾斯(Rubens, 1977)曾报道了对人脑西尔维厄斯裂的非常细致的研究，并发现右侧通常(36 例中有 25 例)折向上方比左侧要早，左侧比右侧在折角前平均延伸了 1.6 毫米。这一不对称性和直接位于西尔维厄斯裂下方的颞平面(图 4.7)的不对称性有关(Geschwind and Levitsky, 1968)。而且 65%的案例中左侧要比右侧大，但和语言脑区高达 95%的位于左半球的极端不对称(4.5 节)相比要弱得多。

瓦达等人(Wada *et al.*, 1975)不仅确证了成人大脑通常具有不对称性，而且揭示了在 100 个婴儿和甚至早到 29 周的胎儿的大脑里也具有同样的不对称性。

至今没有发现皮层语言脑区(图 4.3)表现出任何解剖上的不对称性。很容易识别出布劳德曼 39 区和 40 区(角回和上缘回)位于下顶叶的位置，而且解剖上是左右对称的。左侧对语言的阅读和聆听有语义功能，而右侧则没有如此明确的功能。下一节里我们将探讨这个令人费解的谜。

9.2 功能上的不对称性

手偏利(hand preference)是猴脑可能具有任何不对称性的最简单的征兆之一。对此已经做过不少研究。哈密尔顿(Hamilton, 1977a, b)报道了对猴手偏利的深入研究，结果平均而言是左右对称的。对猴做各种大脑连合部切开术后学习功能的研究也没有发现任何不对称性。哈密尔顿(1977a, p.60)总结道："既没有发现猴能形成单侧记忆，也没有发现分离后的左右半球表现出任何学习或执行功能上的差异。"哈密尔顿(1977b, p.230)最终总结道："我们搜集的所有证据都再次证明了恒河猴脑左右半球没有分化。"

可惜的是，对黑猩猩的手偏利尚未做过严格的研究。但基于古多尔(Goodall, 1986, p.387—408)对黑猩猩理毛行为的冗长细述(其中没有提到任何手偏利，也没有在大量的照片里观察到任何手偏利)，我们可以假定黑猩猩通常也是两手同利的。

和非人灵长类相比，原始人进化过程给解剖上对称的左右半球带来了巨大的功能不对称性。这些功能上的不对称性在做过大脑连合部切开术的病人身上尤其明显(将在9.6节里讨论)。不妨让我们先来考察由局部脑损伤带来的证据；最初对局部脑损伤的观察多只是临床观察，但近来有不少脑损伤是由对完好大脑做手术切除引起的。

最显著的不对称性是4.5节中讲述的语言脑区。由图3.5和图4.3可见，左侧顶叶和颞叶的大部分脑区专门负责语言识别和语言产生的语义功能(韦尼克脑区)。而右半球的镜像对应区域(图9.1)则和语言几乎毫无功能联系。类似地，相对位于左侧的布罗卡脑区的镜像右侧下前叶也和语言产生无关。我们不禁要问：这些镜像右半球脑区到底具有什么样的功能？它们是否具有某种起平衡作用的功能上的不对称性？为了回答这些问题，我们先到做过左右半球局部

脑区切除手术的临床病例里寻找线索，尤其是有关顶叶的线索。

我们将把注意力集中在布劳德曼 39 区和 40 区（图 4.3 和图 4.4），这两个脑区在左侧和特定的语言功能有关。右侧的 39 区涉及将视觉输入（书写笔迹或印刷字体）转换成意思，而 40 区可能涉及听觉输入。对右半球脑损伤病人的临床研究鉴别出了数种功能紊乱和障碍：体觉不能症（somatagnosia）、精神性运用不能症（apraxia）* 和对空间信息的理解障碍。

如果脑损伤发生在右侧顶叶，病人表现出最为稀奇古怪的行为模式，埃康（Hécaen, 1967）一针见血地称之为“大规模疏忽大意的哑剧”（pantomime of massive neglect）。病人忽略或拒绝承认自身对侧肢体的存在，甚至忽略了给对侧身体穿上衣服。病人经常对出现在对半侧视野的事物视而不见。病人很少挪动自身的对半侧肢体，尽管其对侧肢体并没有瘫痪。病人倾向于回避对半侧的空间。尽管上演了以上种种疏忽大意的哑剧，病人拒绝承认他自己有病！荣格（Jung, 1974）曾经讲述了一个引人注目的忽视左侧事物的病例：一位画家在患右侧脑损伤后再画自画像时几乎总是只画右半侧脸，随后他逐渐地有所恢复。

如果右（次要）半球有大范围损伤，病人会在周遭环境的空间导向方面有障碍，比如察看地图和寻找路径。这些任务涉及体觉和视觉信号的协同作用，后者基本上是次要半球的功能。病人也不能临摹图画和搭积木。右顶叶损伤也会导致病人穿衣脱衣的障碍。我们可以把右半球损伤造成的障碍概括为空间组织能力的丧失。

右顶叶专门涉及处理空间信息以及以无法用言语描述的形式处理

---

* 因大脑皮层受伤而失去肌肉调和动作的能力。——译者

身体和周遭空间的关系，特别是空间技能。该部分脑区的损伤会导致精细协同动作技能的丧失，也就是精神性运用不能症。处理空间信息的功能障碍可表现在书写上，字行上下波动不平直，字间间隔不均衡，而且常不由自主地持续重复某个字母而导致拼写错误，比如把英文里“letter”应该只重复两次的字母 t 重复了三次而写成了“lettter”。看上去也有语言表达上更为微妙的障碍，语言的流畅程度和词汇量都有所降低。病人表现出非正常水平的语言疲劳。著名神经解剖学家布罗达尔于 1972 年 4 月蒙受了右顶叶脑损伤。大约一年以后，他就自己亲身经历的功能障碍以及功能的逐渐恢复过程作了饶有兴趣的记述(Brodal, 1973)。此外他还提到他丧失了某些高级精神功能。他集中注意力的能力、对上下句连续记忆的能力和对抽象符号(比如数字)的短时记忆能力都有所下降。很明显，右半球具有比迄今公认的多得多的语言功能。

左(主导)半球顶叶的大面积损伤也会造成各种各样的整体性障碍。体觉不能症多种临床症状的专业名称因用言语解释时的困难而很容易混淆。构造性运动不能症(不能临摹图画和搭积木)要比右半球损伤来得轻而且少见一些。当然，主要的障碍涉及语言——失语症(aphasia)和失读症(alexia)。左侧顶叶涉及感觉信息和语言的整合。该脑区的损伤会导致做手势、书写、计算和对自身两侧身体的可用言语描述的知识等方面的障碍。由于这些障碍，病人也表现出主要是构造能力和计算能力上的运动不能症。

埃康对两侧顶叶之间的差别作了如下总结，

右脑损伤会导致对各种活动的空间定位上的紊乱，而左脑损伤会造成有关符号、代码和分类活动系统的紊乱。因此我们可

以推测言语中介调节对主导半球活动的组织作用。(Hécaen, 1967, p.159)

我们随后更为广义地研讨主导和次要半球时(9.6 节)还会进一步谈到两侧顶叶的差异。

米尔纳和她的助手们(Milner *et al.*, 1972, 1974)对左右颞叶的功能作了饶有兴趣的比较研究。95%试验对象的左颞叶因韦尼克脑区(图 4.3)位于其中心而具有特定的语言功能(如第 4 章所述)。而右颞叶则专门涉及欣赏音乐(图 9.1)和识别空间模式。这些结果是基于对癫痫患者的观察得出的(为治疗这些患者的癫痫症,他们的单侧颞叶被切除而造成了大面积的脑损伤)。

在研究颞叶损伤对音乐欣赏的影响时发现,患右颞叶损伤的病人对简单音调(pitch)或节奏(rhythm)的分辨能力与正常人没有什么不同。但是,如果采用西肖尔(Seashore)测验的两个子集——音色(Timbre)和调性(Tonal)记忆测验——来测试病人,结果和正常人有明显的不同(Milner, 1972)。比如,调性记忆测验采用四到五个音符的短序列连续播放两次,然后要试验对象判断其中的一个音符是否在第二次播放时变换了音调。病人在做过右颞叶切除术以后,接受以上曲调识别测试时的出错率要比手术前高得多,而接受左颞叶切除术的病人则没有什么变化。

尚克魏勒(Shankweiler, 1966)用传统曲调记忆测验所做的研究,给右颞叶和音乐欣赏的关系提供了进一步的证据。试验对象在听到起初的几个音节后被要求接下去哼唱或者说出曲调的名称。接受过右颞叶切除术的病人对这两个测验的表现都很差。然而正如所预期的那样,接受过左颞叶切除术的病人仍然能够完成接下去哼唱的

试验，但由于语言缺陷而无法说出曲调的名称。

一位具有音乐天赋的女青年在做过右颞叶切除术后的不幸后遗症，也令人信服地展示了右半球对音乐表演所起的重要作用(Gott, 1973)。手术前她专修音乐而且已是小有名望的钢琴家。但手术后她丧失了自己的音乐才能，根本拿不准调子，但却仍然能够正确地复述所熟悉的歌曲的歌词。

米尔纳和她的助手们(Milner, 1972, 1974)也通过实验展示了右颞叶损伤会造成对不规则图案(尤其是无法用言语表明的图案)感知的持续障碍。所做的三种测试里的第一种，是对病人至关重要的面容识别测验。第二种是对非言语视觉记忆的测验，这是由木村(Kimura, 1973)设计的所谓的无意义复现图案测验，用来测试试验对象对不熟悉的几何图形或不规则曲线图形的记忆。第三个测验(Milner, 1974)要求试验对象指出一个小圆点在一条直线上的特定位置，随后在另一条同样长度、同样朝向的直线上重复指出这个小圆点的位置(此时第一条直线已经隐去，试验对象只能看见第二条直线)。这项对脑损伤病人的研究表明，右颞叶专门涉及视觉特征检测。

总之，以上这些测验展示了右颞叶对人脑的音乐和空间识别和回忆两方面功能特性的重要作用。但这并不是说只有右颞叶涉及这些功能特性，而只是说右颞叶对这些功能特性起了主导作用。在我们探讨大脑功能局部化的整个过程中，我们的命题将始终是：大脑的各项功能广泛地分布在两个半球上。人类右颞叶的上述种种功能在某种程度上与左颞叶和左顶叶的语言功能(见4.5节)相平衡。

所有这些基于脑损伤病人的、表明次要半球音乐欣赏功能的证据，也被对正常试验对象的二重听觉测验结果所确证(Kimura, 1973)。二重听觉测验里，左右耳机首先同时播放两个不同的简短曲

调，然后试验对象要从以正常形式(两耳在同一时间听到的是同一曲调)连续播放的四个曲调中挑选出这两个曲调。结果试验对象对播放到左耳的曲调的鉴别率显著高于右耳，这表明右半球在音乐识别方面的优越性，因为来自每侧耳蜗的信号大多投射到对侧颞叶的听觉脑区(图 4.6)。当采用词语或数字来做同样的二重听觉测验时，正如预期的那样，试验对象对来自右耳的输入的识别率要高于左侧，这是因为来自右耳的输入主要投射到左颞叶做处理和言语识别。对用无意义音节和倒放的讲话录音为输入的测验也得到同样的结果。因此，左半球在语义识别之前有一个涉及对声音信号进行处理的阶段。图 9.2 中两侧听觉测试的得分被转换成比率以便比较。左半球对口述词语识别的优势比率是 1.88 比 1.0，而右半球对曲调感知的优势比率是1.18比 1.0。图 9.2 很好地展示了大脑的不对称性——左半球的言语优势和右半球的音乐优势。

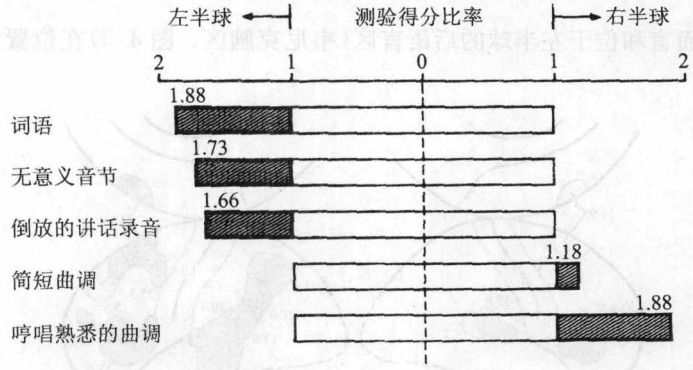


图 9.2　基于对正常右利手试验对象的各种听觉功能测验得出的大脑两半球功能不对称性。两侧听觉测试的得分被转换成比率以便比较。左半球对口述词语感知的优势比率是 1.88 : 1.0，而右半球对曲调感知的优势比率是 1.18 : 1.0。这些比率并不是固定不变的，可随所给刺激的种类、要求给出的反应的类别以及测验任务的难度而变化。(Kimura，1967，1973.)

比菲和基亚雷洛(Bever and Chiarello，1974)的研究对理解两半

球在音乐识别和欣赏中所起的不同作用作出了最有趣的贡献。通过对右耳和左耳分别播放音乐，因而主要地分别投射到左半球和右半球，他们发现，音乐经验丰富的试验对象对右耳输入的曲调识别得更好，而经验不丰富的试验对象则相反。然而，如果测验的任务是音乐欣赏(这是一个格式塔)，所有的试验对象都是以左耳的输入(投射到右半球)为优势。所以，这一结果支持了以下假说：左半球以分析处理为优势，右半球则以整体处理为优势。

对音乐诠释的皮层脑区定位的最直接的测试，是用放射性氙来测试区域性脑血流量(rCBF)(如图 6.7、图 6.8、图 6.9、图 7.14 和图 8.4)。测试过程如下：通过单侧耳机给试验对象连续播放两个简短音调，要求试验对象判断这两个音调是否相似。试验对象在 rCBF 测试期间处于完全休息状态，结束测试以后才报告他们的判断。单侧耳机总是输入到所成像半球的对侧耳朵。图 9.3 显示右半球有更多的神经活动，尤其是颞叶以及顶叶的下部和中部。这些脑区作为整体而言和位于左半球的后语言区(韦尼克脑区，图 4.3)在位置上对

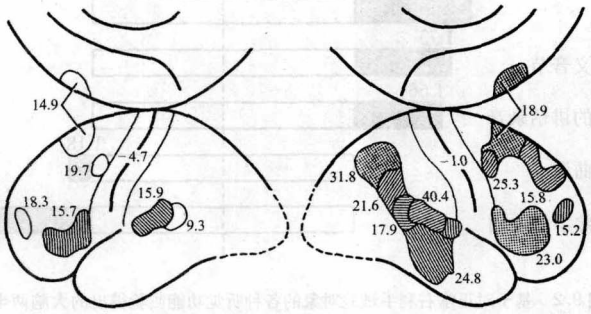


图 9.3　完成音调鉴别任务时区域性脑血流量的平均增长百分比及其平均分布区域。声音输入到对侧耳朵。交叉阴影区脑血流量增长的统计显著水平在 0.0005(t 检验，单侧检验显著水平)；斜线阴影区，$P<0.005$；其他区域，$P<0.05$。左半球：基于六个试验对象的数据；右半球：基于六个试验对象的数据。(Roland, Skinhhøj and Lassen, 1981. with permission Amer. Physiol. Soc.)

应良好。图 9.3 也显示左半球只有很少的神经活动(Roland, Skinhhøj and Lassen, 1981)。

上述各项观测为图 9.1 中标以“音乐”的大块脑区提供了重要的实验基础。人类大脑皮层的功能上的不对称是原始人进化过程中一个最重要的发展。来自类人猿和猴的证据暗示了我们人猿首科动物先祖的大脑在功能上是对称的。原始人大脑的功能不对称是独一无二的。

9.3 大脑新皮层的模块化结构

在对大脑皮层做更为整体性的考虑之前，我们先来谈谈脑区之间的联系和跨越两半球的联结。图 9.4(Szentágothai, 1978)所示为戈德曼和瑙塔(Goldman and Nauta, 1977)用放射性研究所做出的卓越发现的示意图，其中人类巨大无比的新皮层(上百亿个神经元分布在 2000 平方厘米的新皮层表面上)被细分为由准分离空间单元镶嵌而成的马赛克结构。每个空间单元内的神经连接已经在图 3.4 中作了示意描绘。这样的空间单元被假定为形成新皮层功能结构设计的基本传递单位的模块。图 9.4a 左侧描绘了 12 个锥体细胞密集地塞满了一个这样的模块或柱状结构(其宽度大约为 300 微米)。图中这些锥体细胞的轴突既投射到同一半球的另外三个模块，也经过胼胝体投射到对侧半球的两个模块。因此，借助于图 9.4a，我们简单地展示了单个模块里的锥体细胞和同侧半球其他模块的联结以及经胼胝体到对侧半球的投射。

我们注意到图 9.4a 显示出来的如下几个重要特征。首先，同一模块里的几个锥体细胞以完全交叠的形式投射到其他模块，所有模块都具有同样的结构，而且其直径都是 300 微米。图 9.4a 中通过单个

联结神经纤维在两个模块内的分支投射而显示了模块的直径大小，通过两条联结神经纤维和四到五条胼胝体投射纤维的分支显示了交叠分布的形式。第二，胼胝体投射纤维的绝大部分但不是全部投射到位于对侧半球上对称部位的模块上。第三，两半球对称部位模块之间的胼胝体投射是双向交互的。相比之下，8.8 节讲述的树突丛是一个涉及接受神经信号的小得多的单元。

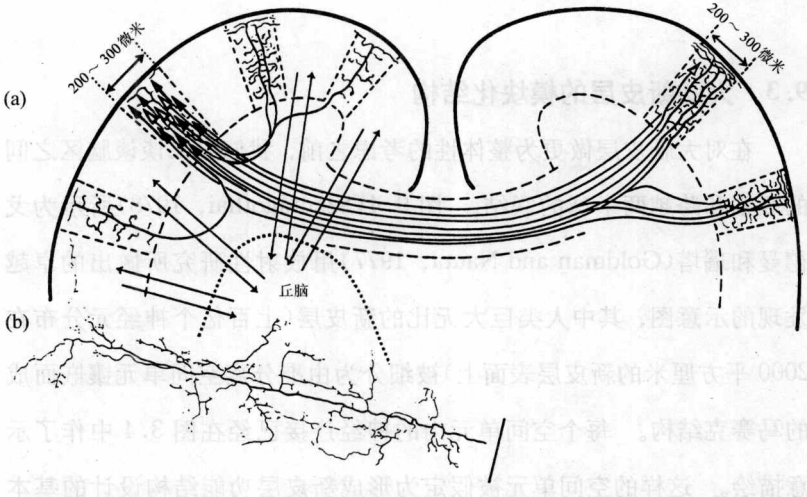


图 9.4 (a)表层皮层神经联结基本原则的示意图。两半球内，直径为 200—300 微米的垂直柱状结构之间以极为特定的模式交互联结。同侧半球内的联结主要起始于位于第Ⅲ薄层的锥体细胞(图中以空心锥体标出)，而投射到对侧半球的联结则源于位于第Ⅱ到第Ⅳ薄层的锥体细胞(图中以实心锥体标出)。本示意图并没有显示来自皮层不同区域的传入纤维是如何汇聚到同一个柱状结构上的。(b)高尔基(Golgi)染色显示的单个表层皮层传入神经纤维的分支结构，和(a)左下方有单个传入纤维投射进入的模块相平行排列，但放大了好几倍。该图显示了这样的传入神经纤维到所有薄层都有大量的分支投射。比例尺：100 微米。(Szentágothai，1978:)

9.4 进化的顶峰：自我意识的开端

有人提出使用有自我意识的心智(self-conscious mind)这一术语来描述最高级的精神体验。这意味着一个个体知道他自己知道，当然最初这是一个主观的或自省性的判断标准。然而，通过语言交

流，一个个体可以验证其他人也同样具有这样的自知经验。多布赞斯基(Dobzhansky，1967)对人类自我意识(或他喜欢称之为自知)的不同寻常的萌发作过如下明确的表述，

> 自知是人类的根本特征之一，可能是最根本的特征。这一特征是进化上的新生事物；人类的先祖——人科动物——只有非常初级的自知，或许根本就没有这种能力。然而，自知也带来了一系列的阴暗面：害怕、焦虑和对死亡的自知……人被他对死亡的自知所困扰。一个自知自己终将死去的物种是由对此无知的先祖进化而来的。(Dobzhansky，1967，p.68)

这种源于自知的终极关怀首先在大约8万年前由尼安德特人创始的葬礼习俗里表现出来(2.5节，2.7节)。洛伦茨(Lorenz，1977，p.169)曾谈道，

> 这种最神秘的屏障，这种完全无法为人所理解的屏障，这种把我们不能否认的个性整体从中间一切两半的屏障，也就是将我们的主观体验与我们体内可证实的客观生理事件划分开来的屏障。

从婴儿的意识逐渐发展到儿童的自我意识的过程，为原始人自我意识的进化萌发过程提供了一个很好的模型。甚至有证据表明黑猩猩(但不包括其他较低等的灵长类动物)能认出镜子里的自我(表现为对着镜子挪去脸上的颜色记号)，而表现出了对自我的初级知觉(Gallup，1977)。人类幼儿在大约半岁到一岁的时候开始能做同样

的自我镜像识别(Amsterdam, 1972)。想必在原始人进化早期，古猿已经能对自我做某些初级识别，远早于对死亡的自知而带来的精神创伤，后来表现在葬礼习俗的某种宗教信仰里。相似地，人类儿童的自知要比他们首次对死亡的自知引起的心灵振荡早好多年。现在让我们试着在图 8.5 的基础上对自我意识的萌发做一个图解。在图 9.5 所示的心脑交互作用的信息流示意图里，构成意识体验的世界 II 由三个主要部分组成。外在感觉和内在感觉这两个组成部分和一个中心组成部分相关联，后者根据论题类别是心理学的、哲学的还是宗教的而被称为心理(psyche)、自我(self)或灵魂(soul)。

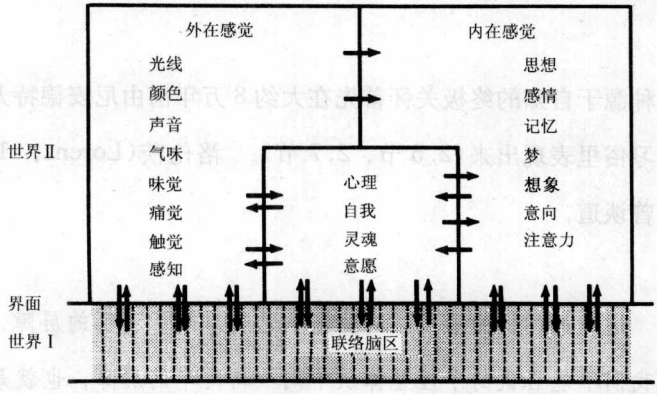


图 9.5 心脑交互作用信息流示意图。世界 II 由三个组成部分(外在感觉、内在感觉和心理或自我)及其之间的联结构成。世界 II 的三个组成部分和属于世界 I 的联络脑区之间的通讯以双向箭头表示。如图中所示，联络脑区按柱状结构排列，面积巨大，可能包含了 1000 多万个树突丛(本示意图里只画了 40 个)。记忆既存储在世界 II 的内在感觉部分里，也存储在属于世界 I 的联络脑区的数据库里。

拉克(Lack, 1961, p.128)和洛伦茨(Lorenz, 1977, p.170)谈及自我意识的进化萌发过程时，都指出了灵魂和肉体之间无法逾越的鸿沟。但我们必须正视图 9.5 里核心组成部分的创生和发展最终导致心理或灵魂的全面萌发的事实。可以推测，在原始人进化的种系

发生过程中，大脑经历了从图 8.5 到图 9.5 所示结构的全面转变，就像人脑从婴儿到幼儿到成人的个体发育过程里的转变一样。只是我们对这样的转变至今仍然理解甚微。

9.5 自我的统一性

每个人主观上都有精神统一性(mental unity)的经验，也就是从个人最早期记忆以来的连续性。这是自我概念的基础(Penfield, 1975)。最简单的解释是，经验统一性完全可以由它们源于个体的同一个大脑这一事实来解释。然而大脑有几乎无数种不同的神经活动模式。神经活动的这种极端多样性又是怎样每时每刻地整合成我们所体验到的统一性的呢？犹他尔(Uttal, 1978, p.208)在探讨心智的本质及其和大脑神经事件的关系以后得出如下结论："就某种操作意义而言，心智看来与生俱来是整体性的，是无法分割的。显然这是心理学有待解决的一个问题。"

我在 1977 年曾提出一个假说(Popper and Eccles, 1977, p.472)，有自我意识的心智并不只是被动地参与对神经事件的读出作业，而是像探照灯那样(Jung, 1978)主动地对神经事件做搜索作业。所有复杂神经活动过程可能时时刻刻地呈现在心智的面前，按心智的注意、选择、兴趣或动机，心智可从联络脑区的极大量运作组合里作选择，搜索这个那个、这里那里，把从联络脑区许多不同区域读出的结果融合在一起。有自我意识的心智以这样的方式统一了经验。如我们在 8.8 节里假设的那样，心智和联络脑区之间的交互作用是双向的。

此外，这些经常被激活的神经活动模式可以导致突触的长时程增强(见 7.5.1 节)，而使有关的神经回路稳定化。因此在大脑皮层内

积累了大量的记忆存储，这为自我的统一性提供了持久不断的基础。没有这样的记忆存储，就不可能有对统一性的经验。

9.6 大脑连合部切开术

著名心理学家费希纳(Fechner)曾认为，如果将大脑两半球沿前后纵向从中间一切两半，所得到的将是两个完全一样的人格(Zangwill, 1974)。可是麦独孤(McDougall, 1911)并不认为意识的统一性是由神经解剖联结决定的。赞格威尔(Zangwill)引述麦独孤在一封信里甚至提出，如果他自己得了不治之症，他自己的胼胝体应该被从中切断，这样他可以让大家知道是他说对了还是费希纳说对了！如果费希纳和其他生理学家说对了，那么麦独孤就会体验到一个“分裂的人格”。如果麦独孤说对了，那么他的意识应该仍旧是统一的(麦独孤将统一的意识看作是像灵魂那样的存在)。基于斯佩里及其助手们(Sperry *et al.*, 1969)对因不可控严重癫痫而接受大脑连合部切开术的病人所做的严谨研究，现在可以对这些理论推测做重新考虑了。应该注意到的是，在对人施行这种手术之前，对猫施行大脑连合部切开术后的效应曾做过仔细的研究，结果是猫并没有因手术而严重致残(Myers, 1961)。

大脑连合部切开术就是将联结大脑两半球的神经纤维束——胼胝体(含两亿条神经纤维)——切断的手术(图 5.1、图 6.1 和图 9.6)。必须认识到，两半球到低级脑区的联结仍然保持完好无损。更要认识到，手术前两半球在病人的所有大脑皮层神经活动期间都是一直紧密相联的，各半球持有多年来联合运作状态下积累起来的记忆。

值得庆幸的是，切断胼胝体看上去只给病人造成了很小的残疾，直到斯佩里(Sperry *et al.*, 1969)的极具洞察力的研究之前没有发现

任何显著的残疾。像站立、行走、跳水和游泳以及在睡觉和清醒时身体的一般功能都依然如常，因为跨越左右低级脑区的神经联结并没有受到大脑连合部切开术的影响。

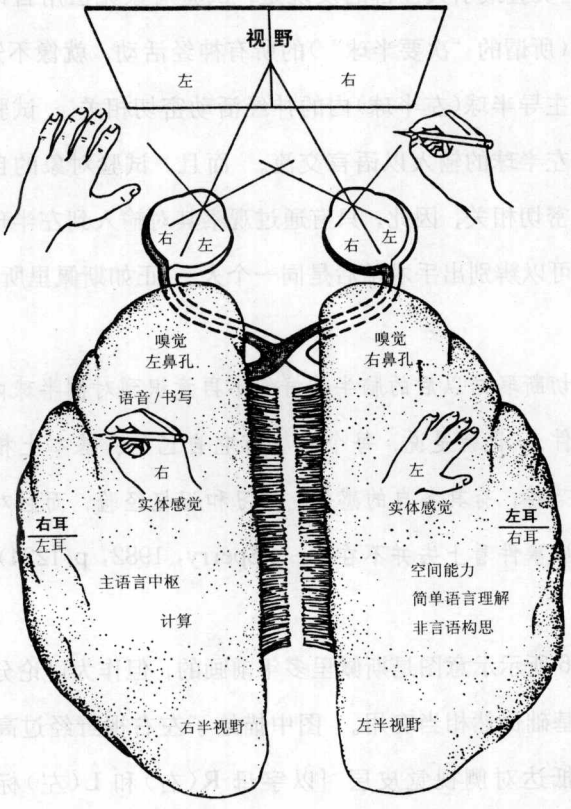


图 9.6　左右视野经视交叉的部分交叉而分别投射到右侧和左侧视觉皮层的示意图。本图也显示了从右侧肢体来的其他感觉输入投射到左半球，而来自左侧肢体的感觉输入投射到右半球。类似地，听觉输入也是多半投射到对侧半球，但嗅觉则是同侧的。图中胼胝体被从中间切开。（From Sperry, 1974, *The Neurosciences*, 3rd study program, M.I.T. Press ©.）

斯佩里及其助手们设计了一些测试过程，把信息只输入到这些具有“分裂脑”的病人的单侧脑半球，而且可以分别独立地观测来自两半球的响应。信息基本上是通过右侧或左侧视野输入进大脑（见图

9.6)。试验对象注视一个中心点，信号(比如，一个词语)只闪现0.1秒以避免眼动引起的视野变化。参与研究的七个试验对象的语言脑区都位于左半球(见图4.3)，因此左半球是所有试验对象的主导半球。这些实验最引人注目的发现是，试验对象无法用言语表达发生在右半球(所谓的“次要半球”)的所有神经活动，就像不知道一样，而语言和主导半球(左半球)内的神经活动密切相关。试验对象只能对输入到左半球的输入以语言交流。而且，试验对象的自我意识也和左半球密切相关，因此，只有通过观察其对输入到左半球的刺激的反应，才可以辨别出手术前后是同一个人。正如斯佩里所说，

> 切断联结以后的脑半球好像不再意识到对侧半球内发生的认知事件。也就是说，每个半球有它自己的、基本上相互分离的认知范畴，有其各自的感知、学习和记忆经验，而且对对侧半球的相应事件看上去并不在意。(Sperry，1982，p.1224)

图9.6所示示意图是斯佩里多年前画的，但作为讨论分裂脑的完整故事的基础仍然相当有用。图中描绘了左右视野经过高度有选择性的投射抵达对侧视觉皮层[以字母R(右)和L(左)标出，见图6.1]。图中也绘出了完全是单侧投射的嗅觉以及主要是对侧投射的听觉(见图4.6)。双手的运动和感觉皮层神经支配也是分别对侧交叉投射的，而算术计算主要是在左半球。右半球只能做非常简单的加法运算。

我们可以说，右半球是极发达的，只是不能用语言来表达自己，因而无法披露任何众所共识的意识经验。斯佩里(Sperry，1982，p.1224)推测，“不仅仅是左半球，切开分离后的每个半球，都有其

各自的灵知(gnostic)功能。每个半球在单侧化了的测试过程中看来使用了各自的感知、内心图像、联想和构思”。

右半球的意识因其本身缺乏表达性语言而被遮蔽所以含糊不清。然而，左半球则具有正常的语言功能，因而可以认为，左半球以接受大脑连合部切开术之前所有过往记忆与先前的自我实体相关联。按此思路，大脑连合部切开术把会说话的心灵和不会说话的心灵分离开来，不会说话的心灵仍然存在，但像患了失语症那样无法表达自己。

一般而言，主导半球擅长于对事物的描述和反应的想象细节，也就是分析性的和序列性的细节。主导半球还能做加减乘除运算和其他类似计算机运算的操作。但是，其主导地位当然是源于其口头语言和构思能力以及与自我意识的联系。而正是由于缺乏这些方面的能力，次要半球也算是名副其实。但是，就许多重要的脑功能特性而言，次要半球更为出类拔萃，尤其是其高度发达的空间图像和图形官能(图9.7)。比如，控制左手的次要半球在几何和透视作画方面要比对侧半球强许多。按照马赛克图案来搭有色积木的测试中次要半球的上佳表现也证实了这一点。主导半球不能完成哪怕是这样简单

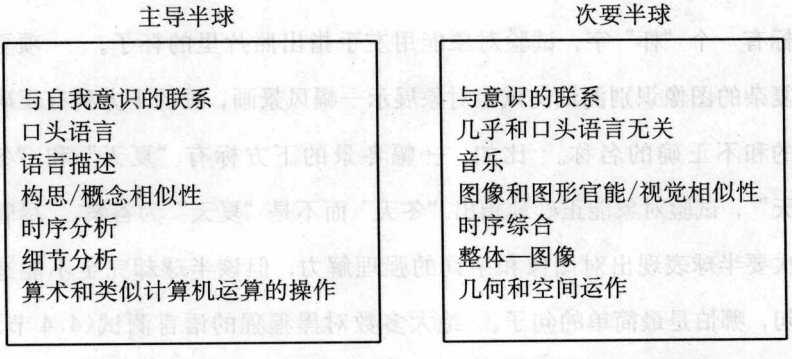


图9.7 按利维-阿格雷斯蒂和斯佩里(Levy-Agresti and Sperry, 1968)以及利维(Levy, 1978)所取得的概念上的新进展，列出的主导半球和次要半球的各种特定功能特性。对他们原先的图表略有增补。

的测试任务，而且几乎没有图像和图形官能(至少表现为不能临摹图像和图形)。主导半球是一个算术半球，而不是一个几何半球(见图 9.7)。

上述用闪现刺激所做的非常出色的实验已经被另一种技术所取代(Sperry *et al.*, 1979)，该技术将一隐形眼镜置于试验对象的右眼内，再附加上一个光学装置以保证视觉刺激只输入到眼睛的左半视野而且不受眼动的影响。以这样的技术，研究人员可对试验对象做持续两个小时以上的实验测试，从而能完成比闪现测试更为复杂的实验过程。新的实验研究右(次要)半球理解复杂视觉图像的能力，以试验对象左手的适当反应来衡量。试验对象的左眼完全被遮盖，接在试验对象右眼所配戴的隐形眼镜上的光学装置保证视觉刺激只输入到视网膜的左半视野。这样就阻断了所有到右半视野的输入，也就是说试验对象对任何有意识的视觉经验变得跟盲人一样。

这样的测试过程提供了右半球图像理解能力的实例。比如先向试验对象展示一幅猫的照片，照片下方标有“猫”和“狗”两个字，试验对象能用左手正确地指出答案(“猫”)。类似地，另一项测试向试验对象展示两幅照片，分别是一个杯子和一把餐具刀，照片下方标有一个“杯”字，试验对象能用左手指出照片里的杯子。一项更复杂的图像识别测试向试验对象展示一幅风景画，画的下方列有正确的和不正确的名称。比如，一幅冬景的下方标有“夏天”和“冬天”，试验对象能正确地指出“冬天”而不是“夏天”为答案。尽管次要半球表现出对图像和字词的强理解力，但该半球却完全不能造句，哪怕是最简单的句子。绝大多数对黑猩猩的语言测试(4.4 节)也表明了相类似的情形，即黑猩猩不会造句(尽管某些研究得出了令人半信半疑的结论)。造成这一点的原因当然是由于人的次要半球和

黑猩猩的大脑都不含有韦尼克脑区(该脑区具有为造句所必需的语义功能)这一事实。

采用上述更为严谨的测试过程(Sperry *et al.*, 1979)对接受了大脑连合部切开术的病人的研究表明，右半球能存取相当数量的听觉词汇量，能识别口令，能将听到的或看到的字词和图像联系起来。令人惊讶的是，右半球对动词和动作名称作出同样有效的反应。采用闪现刺激技术的时候，没能鉴别出右半球对口头命令的反应。尽管所有这些列举的语言理解能力，右半球在口语或书面语表达方面是极为欠缺的，实际上几乎是零。右半球也不能理解由多项条目组成的、并且必须以准确次序记住的指令。这些实验得出的显著结果是，右半球的理解功能和表达功能之间有着巨大的差异。

斯佩里等人(Sperry *et al.*, 1979)报道了对两位接受大脑连合部切开术后病人的研究结果，其中各项测验旨在测试右半球的自我意识和基本社会感悟方面的功能。这些实验成组地向试验对象展示各种各样人物、熟悉的事物和景色的图像，而且只输入到试验对象的左侧视野，从而只(exclusively)投射到右半球(见图 9.6)。试验对象总是能够从一组图片里识别出熟悉的照片(包括他自己的照片)，但却难以确定照片的内容。研究人员必须使用提示系统来帮助试验对象用语言将右半球所作出的识别(大概通过左半球)表达出来。他们得出的两半球在识别功能方面几乎等同的戏剧性惊人结论，可能会被看作是源于他们对试验对象反应的解释过于乐观而受到批评。可是，这些实验结果仍然为右半球具有有限的自我意识提供了引人注目的实证。

这些对心智和有自我意识的心智存在性的测试是在相对简单的图像和情绪水平上进行的。我们因此可能对右半球是否具备一个完整的有自我意识的实体仍存有疑虑。比如，右半球是否关切未来、规

划未来？ 是否基于某种价值体系来做判断和决定？ 这些都是众所周知的做人的基本资格条件（Strawson, 1959；Popper and Eccles, 1977, P 31 节和 P 33 节）。 让我们现在来考虑这些有关有意识地体验到的自我统一性的实验发现的意义。

基于斯佩里等人（Sperry *et al.*, 1979）新近的研究结果，我们可以认为右半球具备某些自我意识，但是相当有限，按上述标准不具有作为人格的资格。 因此，大脑连合部切开术把有自我意识的心智的一小部分分离了出去，但原先的人格看上去没有受到伤害，精神统一性完好无损地独处于左半球内，这一点肯定让麦独孤欢欣鼓舞！ 然而，我们也要承认，来自右半球的情绪反应可以经过任何没有分割开来的边缘系统而牵涉左半球；所以，该人格仍然在情绪上和右半球相关联。

9.7 大脑不对称性在进化中所起的重要作用

对某些读者来说，可能看上去我们已经花费了过长的篇幅谈论大脑皮层的不对称性。 现在让我们来探讨这种不对称性在进化中所起的重要作用。 前面各章里我们已经讨论了原始人进化过程中大脑发生的各种各样的变化。 第 4 章里已经清楚地表明，语言取决于大脑发达的不对称性。 但在其他各章（第 5—第 8 章）里，大脑不对称性看上去并不那么重要。 很难确定大脑的哪些关键变化导致了原始人进化的成功。 但是，我们现在至少有希望得出一个激动人心的观点，即大脑皮层不对称性的进化演变是原始人进化的关键所在。

利维（Levy, 1974, p.167）联系大脑两半球的互补功能对这一观点曾作出了很好的表述，

人类大脑两半球处于一种共栖关系，两半球在功能上和付诸行动的动机上都是互补的。每侧大脑能够各自完成并各自选择去完成一组认知任务，而且这些任务对另一侧大脑不是难以完成就是不愿去完成或者两种情况并存。如果对这两组功能的性质加以考虑，不难看出它们在逻辑上是互不兼容的。右半球综合空间信息，左半球则分析时间信息。右半球发现的是视觉上的相似性但不是概念上的相似性，而左半球则正好相反。右半球感知形状，左半球则注意细节。右半球以图像来对感觉输入进行编码，而左半球则以语言描述来编码。右半球所缺乏的是一个语音分析器，而左半球则缺少一个整体性综合器。

斯佩里(Sperry，1982，p.1225)总结了迄今仍被认作相对迟钝的右半球的卓越功能特性，

右半球的各种特殊功能当然都是非言语性的、非数学性的和非序列性的。它们大致都和空间和图像有关……例子包括：识别面容，将各种图案嵌入更大的图形阵列里，基于一小段弧线估计整个圆圈的尺寸，分辨和回忆难以名状的形状，做内心空间转换，分辨音乐和弦，把积木按尺寸和形状做分类，从部分感知整体，对几何原理的直觉感知和理解等。

图9.7对两半球这些特殊化功能作了非常简单的总结。右半球功能的第一栏是与意识的联系，而不是像左半球那样是与自我意识的联系。这表明，自我是左半球独有的特性(如9.6节所述)。

9.8 新新皮层是新皮层新近种系进化和个体发育的产物：发育和解剖结构上的证据

9.8.1 新新皮层

我们可以按弗莱克西希(Flechsig, 1920)的方法，用新皮层髓鞘化的时间进程(图 4.8 和图 4.9)来作为进化时间进程的指针。而且，延后的髓鞘化过程伴随着神经元发育、树突发育以及也可能包括突触输入发育的延后(Geschwind, 1965, p.273)。

尤其令人感兴趣的是 39 区和 40 区。将类人猿脑(图 4.5)和人脑(图 4.4)的布劳德曼皮层图相比较可见，类人猿 39 区和 40 区只是初步成形。该脑区晚近进化发生与图 4.8 和图 4.9 所示的延后的髓鞘化过程对应良好。

从图 4.8 还可见，延后的髓鞘化过程也出现在前额叶和下颞叶脑区。如果这些脑区也都是晚近进化发生的产物，那么相当大部分的皮层扩展可归因于这些脑区，我们因而称之为*新新皮层*。另一方面，初级感觉皮层和运动脑区的尺寸在原始人进化过程中几乎没有变化，比如图 4.4 和图 4.5 里的 17 区。

9.8.2 灵知功能

曾有人提出，进化过程中发展出来的新新皮层脑区是为原始人进化独有的特定灵知功能而生的(Sperry, 1982)。到目前为止，大家一般还是相信人脑出类拔萃的灵知功能是源于其庞大的容量。这只是一个相当粗糙的解释，没有什么新意。相反地，我们现在提出，人脑的卓越功能是源于其新新皮层，这些脑区在最发达的类人猿(以现代类人猿为模型，图 4.5)脑里几乎不存在。39 区和 40 区明白无误地属于新新皮层，中前额叶和下颞叶(图 4.8 和图 4.9)也够条件。可以假定，新新皮层脑区的微小模块结构内必定存在某种微妙的微观结

构特征。这对神经解剖学家是一个极大的挑战。新新皮层毫无疑问地是多种脑功能不对称性的结构基础，比如语言功能位于左侧，而空间构造和音乐功能位于右侧(图 9.1 和图 9.7)。

9.8.3 新新皮层的个体发育

灵知皮层脑区个体发育过程的特征可以用图 9.8 来说明，图中所示为出生 97 天的猴子胎儿的神经管处在生成新皮层的过程中(Rakic, 1972)。人类胎儿的神经管与此相似，但有一重要的差别是，除新皮层外，神经管上有一些特殊的区域涉及新新皮层神经组织的形成。这些特殊区域的神经上皮细胞可能较晚发生有丝分裂以产生未成熟神经细胞。这些神经细胞应该具有各种各样的特殊遗传天资，使之能够胜任构成与众不同的新新皮层脑区的重任。对高度专门化的功能，可能存在神经细胞的纯系生长(Meller and Tetzleff, 1975)。这些神经细胞排列在同一个纯系垂直微小柱状结构内，正如芒卡斯尔(Mountcastle, 1978)所设想的那样。

因此在原始人进化过程中，原先人科动物生成新皮层的神经管上应该逐渐出现生长新新皮层的区域。可以假定，这些区域在南方古猿时期还很小，但能人极大增长了的脑应该是由较大的新新皮层生成区发育生长而来的。随着原始人进化各个后续阶段的发展，神经管上的这些区域持续增长而变得大于新皮层生成区。最终，现代人的神经管大部分为新新皮层生成区所占据。然而，相对大小尺寸的变化并不是新新皮层生成区的独特之处。其真正的独特之处是对极为多种多样灵知功能的广泛的特化作用。新新皮层的延迟发育应该能从人类神经管上大片神经上皮细胞的延迟有丝分裂得到证实，但看来迄今尚无人研究。我们可以期待，即使是到遥远的将来，对神经组织生成机制还会不断提出和发现许多关键问题，像涉及刻画特定灵知

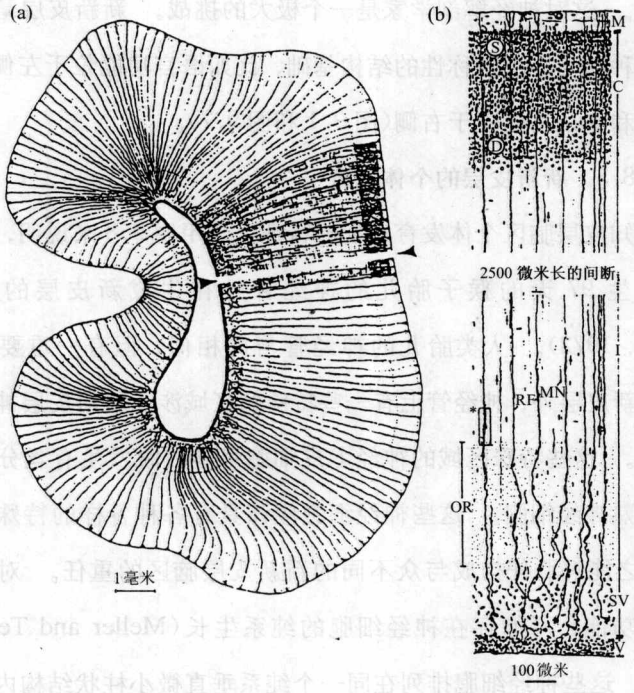


图 9.8 (a)出生 97 天的猴子胎儿大脑顶叶—枕叶水平的高尔基浸染冠向切面的显微投影描图。放射纤维用比实际标本稍粗一些的线条描出，以在如此低的放大倍数下显示出纤维的排列结构(比例尺是 1 毫米)。箭头所指的白色条带区域以较高的放大倍数描绘在右侧(b)图中。(b)图(a)里用白色条带标出的一部分大脑神经细胞壁的显微投影合成描图，组合了高尔基切面(实心轮廓)和毗邻的甲苯胺蓝染色切面(空心轮廓)。中间区的中部 2500 微米长的段落，因和图中绘出的两段在结构上类似而略去。缩写：C=皮层薄板；D=深层皮层细胞；I=中间区；M=边缘层；MN=迁徙细胞；OR=视辐射；RF=放射纤维；S=表层皮层细胞；SV=脑室下层；V=脑室区。(Rakic, 1972.)

功能的特殊内部连接性的问题以及这些功能的不对称分布的问题。

9.8.4 新新皮层的营养发育

必须认识到，人在年幼时，灵知功能有限度地转移到其他脑区是有可能的。比如，韦尼克脑区若在婴儿期受损，语言功能可能会转移到右半球(Milner, 1974)。第 8.8 节里，我们曾提出有关树突丛和心元之间固定关系的假说。这种关系在青春发育期之前应该有一定

的可塑性，而且年纪越小可塑性越大。

奥格登(Ogden，1988)讲述了有关这种营养发育补偿的精彩实例。曾有两个病人，其左半球在婴儿期严重损伤，以致该半球在关键的青春发育期间几乎毫无用处，而且还是每天发作几次严重癫痫的根源。这两个病人在17岁和18岁的时候接受了左半球切除术，切除了几乎整个左半球。引人注目的是，病人的状况得到了改善，现在他们分别是46岁和34岁，他们右半球的功能智商、言语智商和视觉空间任务指标大约在正常人80%的水平。他们都已经全天工作多年，而且有良好的社会适应能力。特别引人注目的是，由于左半球在婴儿期严重损伤，他们的右半球变成了语言半球。然而，右半球的正常功能以及右半球后天获得的语言功能都有所欠缺。米尔纳也曾描述了这一点(Milner，1974)。

9.8.5 新新皮层功能的不对称性

类人猿的功能对称性表现为，所有新皮层功能在左右半球都有镜像重复。我们可以假定，在原始人进化过程中，为了能满足各种新进化发展(尤其是高层次语言，图4.1)的大量需求，肯定需要更多设计精巧的神经回路。这就导致了不再建构左右重复的更多新皮层脑区的进化策略。取而代之的是，某些灵知功能在出生时已经表现出位于左半球或右半球的倾向，正如格施温德(Geschwind，1965)和列能伯格(Lenneberg，1967)在论及延迟了的发育成熟时描述的那样。我们必须对以下两个不同的过程作出明确无误的区分：一方面是所谓的营养发育控制，表现为年幼时期各种灵知功能的转移(到其他脑区)；另一方面是跨越生命所有年龄层的神经可塑性变化，后者是第7章(7.5.1节和7.6节)讲述的学习的基础。

莫扎特(Mozart)为青春期前时期新新皮层的营养发育提供了一

个极好的例子。莫扎特的身世揭示，他的父亲注意到其脑在襁褓时期就已经对音乐表现出了极高的天资。在小莫扎特接受持续不断的音乐教育期间，涉及音乐灵知功能的新新皮层脑区在青春期前时期发育成熟过程中肯定发生了高强度的自组织活动，人类历史上最奇妙的音乐头脑就这样诞生了。当然也总是存在因父母和教师施教过度致使新新皮层发育平庸的实际危险！我对父母和教师的一个忠告是，必须用才智辨别出青春期前时期的关键阶段，来帮助新新皮层个体发育过程中发展出来的好的倾向转变成现实。这些倾向涉及语言、音乐、数学、诗歌、造型艺术、哲学或宗教等。

9.8.6 有关新新皮层营养发育的假说

我们现在可以对新新皮层树突丛(第 8.8 节)的渐进转变提出如下假说。新新皮层的树突丛是在一个延迟了的缓慢个体发育过程中建构起来的，这个延迟发育过程具有对各种不同灵知功能的天生倾向，后者又呈现出左右半球不对称的偏向。这些功能倾向一般在青春期前时期经不断地使用而发展，逐渐能作出越来越微妙和精细的响应。极为多种多样的灵知功能相对于其经验世界而发展，而新新皮层则通过一个自创生(self-creation)和自组织(self-organization)的营养发育过程与其经验世界交互作用。第 8.8 节里，我们曾提出了有关皮层微小模块内单一心元和与之相联的单一树突丛之间固定关系的假说。这种永久关系是在个体发育青春期前时期内，通过上述营养发育交互作用而确立的。通常观察到的左右半球不对称性，是个体发育中的左右偏向经过营养发育过程发展而来的。

上述假说也能够解释在成年人身上观察到的、由幼年单侧半球严重损伤引起的一些左右不对称性的例外情况。一旦进入青春发育期(大约 14 岁的时候)，所有功能不对称性都固定了下来。

9.8.7 有关新新皮层的几点总结

新新皮层进化的不对称策略使皮层容量大致翻了一番，保证了原始人进化的伟大成功(Levy，1977)。皮层不对称性是其成功的关键。“旧”的新皮层的感觉功能和运动功能保持不变，仍然左右对称。我们可以对皮层不对称性的最大进化优势作如下估算。现代人新皮层容量是黑猩猩的3.2倍，因此如果所有新皮层功能左右重复的话，皮层功能会有3.2倍的增长。但如果新生的皮层区是不对称的而没有左右重复，皮层的潜能就会有(1 + 2.2 + 2.2 =)5.4倍的增长。所以，借助于不对称策略，新新皮层容量能达到较大增长的同时，不会毫无必要地过分加大分娩的障碍(表5.2)。

新新皮层有如下五个特征：

1. 种系发生上最晚出现，是原始人进化独有的进展。
2. 个体发育中最晚成熟，表现为延迟的髓鞘化过程(图4.8和图4.9)、延迟的树突和突触发育过程。
3. 具有功能不对称性(图9.7)，比如语言、视觉空间特性和音乐。
4. 年轻时具有成熟期可塑性，表现为能对局部损伤作出功能补偿。
5. 新新皮层的神经活动和多种多样的灵知功能相关，包括意识、自我意识、思考、记忆、感情、想象和创造。

第 10 章　人性之人

我在前九章里尽我所能地讲述了原始人进化(特别是其脑的进化)的基本特征。总的来说，这是一个不折不扣的达尔文进化论故事，一方面是随机基因突变所起的关键作用，另一方面是自然选择的“筛子”对所得表型的“筛选”。照此运作方式，有可能对人脑在现代人身上达到的进化顶峰提出合理的解释。由于对这个论题的科学认识还非常简陋，所以该进化过程的许多细节对我们来说必定还是未知，但是原则上我们已经能够对进化过程导致脑的解剖结构和功能的变化(以及随之发生的令人惊叹的甚至超凡脱俗的演化过程)的方式作出解释。

在未来某个年代是否可能发生另一个像原始人进化那样的生物进化过程，考虑这样的问题是毫无意义的。本书想要传达的一个信息是，原始人进化以独一无二的方式依赖其灵长类先祖高度发达的神经系统。原始人进化在全世界的蔓延是永远不会重演的。

自然选择在本质上是机会性的，仅仅涉及某一特定世代的生存和

繁衍，对以后的一代又一代都是如此。按通常的程式，自然选择取决于生物体在险恶环境里生存和繁衍的能力。波普尔(Popper，1981，1989)称之为被动达尔文学说(passive Darwinism)，与此相反的是探索性(exploratory)达尔文学说或主动达尔文学说(active Darwinism)，指的是生物体主动地探索更有利的生态环境和生存方式："自然选择的压力迫使生物体更好地适应新的生息环境，更好地适应由其主动挑选的、也是其所偏好的新生活方式"(Popper，1981，p.42)。自35亿年前生命起源以来，贯穿整个生物进化的漫长时间历程，生物进化都是按照被动达尔文学说来运作的。主动达尔文学说的运作方式可能只是相对晚些才出现的，大概仅仅2亿年的历史，只有高度发达的生物体能探查环境，自然选择的压力偏爱那些能最有效地利用其探索发现的物种。波普尔指出，这种看上去与心智类同的行为是高等动物(哺乳动物和鸟类)有意识行为的先驱。毫无疑问，这种有意识的行为在自然选择过程中是很重要的。

在9.2节、9.4节和9.5节里，我们认识到，原始人进化过程中出现了一种新的现象。原始人不仅具有意识(可见于包括哺乳动物和鸟类在内的高等动物的行为方式里，8.2节和8.3节)，而且萌生了人类的自我意识(至少早在尼安德特人时期就已经存在，9.4节)。

如果我们还是拘泥于达尔文学说的刻板唯物主义理论，那么动物意识的存在就已经是一种无法解释的异常现象(正如我们在8.3节里已经认识到的那样)。图9.5中世界Ⅱ的主观知识通过人际交流而获得了客观性，而人际交流可被用来检验列于外在感觉和内在感觉范畴的各项条目确凿与否。对与此相关联的脑活动状态采用有选择的电生理记录技术，或者对与此相关联的脑运作状态采用区域性脑血流量和正电子发射层析成像技术，正在进行大量的科学研究。但对图9.5

中世界Ⅱ的核心部分(也是许多哲学纷争的源头),还无法作如此直接的检验。

10.1 有人性的人

波普尔推测,

> 自我并不是一个“纯粹抽象的本我”(pure ego),后者只不过是指一个主体。其实,自我是非常丰富多彩的。自我像驾驶员那样,在观察的同时作出行动。自我在不断地付诸行动的同时,也不断地遭受痛苦,既不停地回想过去也不停地规划未来,既有所期待也有所偏好。或者连续交替或者同时出现,自我在任何时刻包含着愿望、规划、期盼、行动决定以及对自己作为做出各种行为的自我(行动的中心)的栩栩如生的意识。这样的自我人格基本上是通过与其他的个人、其他的自我和世界Ⅲ的互动而造就出来的。
>
> 而且,所有这些又都和该自我所在的脑里正在发生的无数“活动”在作紧密互动。(Popper, 1977, p.120)

我们每一个人都有作为一个具有自我意识的人的持续不断的体验,自我意识不仅仅只是有意识,而且是知道你自己知道。我想引用康德(Immanuel Kant)的两条佳句来定义什么是“人”,

> 人是对其行为负责的主体;人能意识到自我在不同场合是恒等的。

康德的这两句话极为精辟扼要，可作极大的延伸扩展。

就定义人与其脑的关系而言，我们现在能够超越康德了。我们通常倾向于将人和构成人的面孔、身体和四肢等的组合相等同。但不难证明这是错误的。比如，如果一个人失去了手脚或眼睛，尽管这个人身有残疾，但其作为一个有人性的个人的本质身份并没有改变。这同样适用于做过内脏切除手术的人，不管某个内脏是全部地或部分地被切除，即使在接受肾脏移植甚至心脏移植手术以后，一个有人性的个人并没有改变。可能有人会问，假如是大脑移植的话那又会怎么样呢？幸而目前还不可能实施这样的外科手术，但是移植整个头颅已经有成功的可能了。没有人会怀疑，提供头颅的那个人“拥有”了经手术得来的躯体，而不是倒过来！尽管已经对哺乳动物做过成功的头颅移植手术，我们可以期望人类头颅移植手术将只是想想而已罢了。我们可以认识到，脑以外的其余头颅结构和移植了的个人身份并不相关。如眼睛、鼻子、下颚和头盖骨等并不比其他部分的躯体和个人身份的关系来得更密切。所以我们可以得出结论：脑，而且只有脑，是我们个性的物质基础。

我们将脑视为有意识个性的载体的时候，也要认识到脑的很大一部分对此并不起关键作用。比如，切除小脑会使人极为严重地丧失运动功能，但并不影响人格。但脑的主要部分——大脑皮层两半球——就不一样了。两半球和个人的意识紧密相关，尽管在程度上有所不同(第 9 章；图 9.6 和图 9.7)。95%的人其左半球占主导地位，作为“说话”半球专门负责语言交流功能(第 4 章)。除了婴儿以外，切除大脑皮层左半球会导致对一个有人性个人的最为严重的破坏，只是还没有到完全毁灭的程度。另一方面，切除次要半球(一般是右半球)会导致左半边躯体失去运动能力(半身不遂)和对左半视野

的失明(半侧盲)，但其人格并没有受到严重影响。脑其他一些部位的损伤也有可能严重影响人的个性，这可能是由于阻断了通常产生大脑皮层两半球所需背景活动的那些神经输入的缘故。

10.2 文化的进化

我们在第4章(图4.2)里已经初步介绍了文化世界，也就是波普尔的世界Ⅲ(Popper，1972)。世界Ⅲ包括了人类文明的每一个方面，除了少数几个尚不明确的例外，完完全全是人猿的创造。而且，现代人之前的工具文化(图6.10)考古记录里，世界Ⅲ只是很少几点黯淡的星星之火。图4.2里所列各项世界Ⅲ的内容仅仅是一个大纲概要。对每条专项可作极大的延伸扩展。比如“艺术”就包容了所有造型艺术和技艺，加上建筑和音乐。

波普尔认为世界Ⅲ是由富有创造力的人建造起来的，这些个人专注于解决他们各自创造发明的问题。谈到数学时，他说，

> 我们可以*掌握*(grasp)或*理解*(understand)或*发现*(discover)这些问题，并解答其中某些问题。因此，我们属于世界Ⅱ的思考过程部分地取决于这些自治问题和属于世界Ⅲ的对应定理所表达的客观真理：不仅是世界Ⅱ创造了世界Ⅲ，世界Ⅲ又通过某种反馈过程部分地创造了世界Ⅱ。(Popper，1982，p.128)

令人惊讶的是，在现代人出现后的头几万年里，世界Ⅲ的增长曾是何等缓慢。即使到了今天，人类的某些种族仍然缺乏文化创造性。只有当人类社会能保障其成员基本的衣食住行和安全需求的情况下，其成员才能有效地参与到文化创造活动中去，从而不断地丰富

世界Ⅲ的内容。一个社区内的人口可能也必须达到一定的临界阈值，这样，富有创造性的个人才能有所互动，这一点在当今仍随处可见。起初，涉及文学和历史的世界Ⅲ存储在人们的记忆里，比如5000年前，在苏美尔人发明文字以前吟游诗人的吟诵。直到今日，在那些缺乏教育的现代社会里，吟游诗人的吟诵仍然是传播世界Ⅲ的手段［洛德的《故事歌手》（*The Singer of Tales*）一书(Lord, 1960)对此作了生动的描写］。

重要的是要认识到，尽管世界Ⅲ是编码记录在诸如纸墨等物质基础上，但其本身是非物质性的，其本质上是艺术家、思想家、说书人以及随后的哲学家和科学家的创造性思维的总和。苏美尔人首先发现语言可被记录在耐久材料基底上，从而发明了写在泥板上的楔形文字。这可被看作是现时世界的开宗起点，而当今世界即是由汇集整理在世界Ⅲ各种思想里的伟大技术进步创造出来的，又同时依赖这些技术进步。这其中也暗藏了我们人类社会面临的被媒体泛滥所淹没的极大危险。

人类婴儿在出生时已经具备了人脑，但其世界Ⅱ的经验还非常初级，更是不知世界Ⅲ为何物。一个初生婴儿，甚至一个胎儿，应该被看作是一个人，但还不是一个有人性的人。自我意识(世界Ⅱ)通过与世界Ⅲ(文化世界)的不断互动而萌发和发展是一个相当神秘的过程。这一点可用图10.1所示的经有效交叉联结而不断上升和增长的双重结构来比拟。垂直箭头表示从幼儿的早期经验到完成人性发展的时间过程。每个时间位置上，从世界Ⅱ出发的箭头经同一时间位置上的世界Ⅲ而上升到下一个时间位置上更高更大的层次，从而象征性地对一个个人的文化发展作出了图解。相应地，该自我的世界Ⅲ内涵又反过来作用于其世界Ⅱ，而使该自我的意识达到更高更广的水

平。 图 10.1 可象征性地被看作是人格发展的阶梯。 我们每一个人都在各自的自我创生过程中不断地进步，这一过程可以贯穿我们一生。一个有人性的人的世界Ⅲ内涵越是丰富，其世界Ⅱ的自我意识经交互充实而越发增长。 我们的为人取决于我们曾经沉浸在什么样的世界Ⅲ里，取决于我们怎样有效地把握机遇和发掘利用我们脑的潜能。

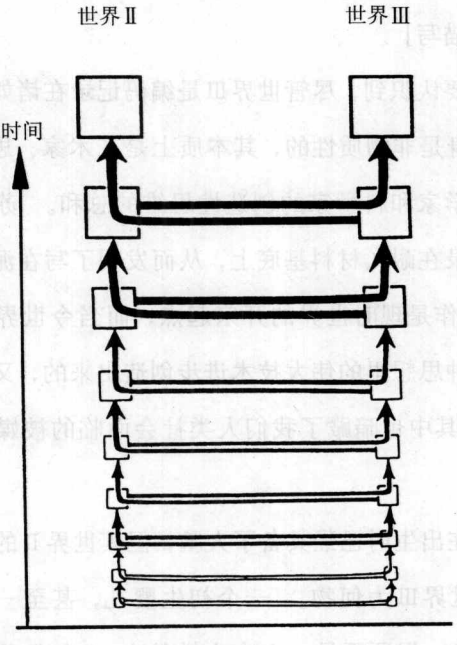


图 10.1 沿垂直箭头所指时间方向，个人的自我意识(世界Ⅱ)和文化(世界Ⅲ)发展过程中假定交互作用关系的示意图。我们可以称之为人格发展的阶梯，我们可以攀缘一生。

最近报道的一个不幸的病例可用来说明图 10.1。 一位名叫吉妮(Genie)的女孩被她患精神病的父亲长年剥夺了所有和世界Ⅲ接触的机会。 她自 20 个月大一直到 13 岁 8 个月，都被关在她父亲洛杉矶住宅的小阁楼里，只得到最低限度的照顾，从来没人和她说过话。当她从这样骇人听闻的隔绝状态获救的时候，她当然是人，但不是有

人性的人。近14岁的她处于图10.1中人格发展的阶梯的底部阶梯上。此后，在柯蒂斯(Susan Curtiss)博士的精心帮助下，吉妮开始缓慢地攀登她的人格阶梯。和语言的隔绝严重地损害了她的大脑左半球，其右半球勉强地掌握了一些简陋的语言功能。尽管她和世界Ⅲ的接触有过长的延迟，吉妮还是成长为一个具有自我意识和情绪、双手灵巧、有上佳视觉识别能力的有人性的人。正如图10.1所示，大脑是按遗传指令建构的，也就是由天性(Nature)决定的；但人格的发育则取决于世界Ⅲ的环境，也就是由教养(Nurture)决定的。对吉妮来说，在其天性和她开始得到教养之间有过长达13年的空白间隔。

我们在前面(6.11节)已经引述过斯特宾斯(Stebbins，1982)提出的人类独有的三个特征：工艺、时间序列关联意识和想象思维。这些特征奠定了人类特有的世界Ⅲ的基础。世界Ⅲ决定了现代人和所有其他动物(包括类人猿在内，尽管它们和人类有遗传相似之处)有质的不同。世界Ⅲ已经改造和转变了人类的进化发展。现在让我们对生物进化和文化进化来作一个比较。

10.3 生物进化和文化进化

斯特宾斯曾阐明了文化进化是怎样要比生物进化快得多也更为有效。文化特质几年内就能传遍广大的人口，而在自然选择的压力下，要人类遗传基因发生适应性变化则需要好几百年的时间。

> 就文化进化而言，人类是独一无二的，在适应性进化和无确定性质的进化两方面都和其他物种有巨大的不同，文化进化主要是基于传统、模仿和学习。(Stebbins，1982，p.392)

斯特宾斯(Stebbins, 1982)引进了“样板”(templates)的概念，是复制设备的意思。对生物进化而言，DNA是传递世袭生物功能的遗传样板。对文化进化而言，文化样板则无所不在，比如各类建筑的蓝图，科学技术中对技术过程的描述，纺织品、衣物、陶瓷、广告的设计等等数不胜数。文化样板以种种方式对我们每个人所起的条件形成作用远远超出我们的想象。

所有这样的文化功能特性都属于波普尔(Popper, 1972)的世界Ⅲ，看来道金斯(Dawkins, 1976)稍后以内涵较窄的“模因”(memes)一词来代表文化成分的时候并没有注意到波普尔已经提出了世界Ⅲ的概念。斯特宾斯说，

> 较稳妥的泛化结论是：遗传样板传递的是潜能(potentialities)或能力(capacities)，而成年人的行为特质则取决于文化样板。(Stebbins, 1982, p.394)

生物进化和文化进化有几处共同的特征，比如对周遭世界挑战的响应。成功的响应靠的是从各种存储的变异性中所作出的选择。对生物进化而言，这种变异性就是基因库。对文化进化而言，所存储的是世界Ⅲ及其各种文化变种，即文化库(Stebbins, 1982)。

经文化进化，人类社会已经由起初以原始人非理性的或本能的联合为基础，发展成为受价值观支配的高度组织化的结构。正如图10.2所示，生物进化已经创造了人类基因型，按人类基因型构筑的人脑具有学习语言、利他行为和进行其他所有文化活动(包括铸成和支配社会的价值体系)的潜能。图10.2专门用来强调生物进化和文化进化之间绝对的不同。生物进化创造了生物结构(基因)，取决于其对

遗传世袭发挥的作用。文化进化则取决于人类的文化成就，和遗传密码无关(否则就变成了拉马克*学说的观点)。文化完全是经由教学来传递的。不存在语言基因(Dobzhansky，1967)，只有对语言脑区(第4章)的基因，使得语言脑区能学会任何人类语言(Chomsky，1978)。图10.2漏掉了世界Ⅱ的关键作用，世界Ⅱ是调停于世界Ⅰ的脑结构和对世界Ⅲ的学习这两者之间的媒介。属于世界Ⅱ里内在感觉的诸如思考、感情、记忆、想象和注意力等特质(图9.5)是非常必要的。

基因型的生物进化	人类独有的文化进化
按基因型构造的表现型	
具有伪利他行为的动物脑	
具有语言潜能的人脑	学习特定的人类语言
具有利他行为倾向的人脑	学习利他行为
具有所有文化特性功能倾向的人脑	学习文化

图10.2　进化概观图。中间的垂直分隔线代表了生物进化和文化进化之间的鲜明区别。左侧全是世界Ⅰ的内容：基因型、表现型、动物脑和人脑。相反地，右侧全是世界Ⅲ的内容：语言、价值观和文化(图4.2)。

各种价值观念是世界Ⅲ的重要组成成分，属于图4.2里世界Ⅲ内的哲学这一项。文化库直接反映了我们的价值体系。其实简单地说，价值观就是我们估价什么对我们是重要的。价值观是我们作出判断和选择(是否去做这件事或那件事)的基础。我们每个人都有各自的价值尺度或价值体系，对此我们可能并不总能意识到，但无论如何，价值观为我们作出各种决定提供了一个构架。当然，价值观在此中所起到的是条件形成作用，而不是直接作出决定。这样的行为

* 拉马克(Chevalier de Lamarck，1744—1829)，法国博物学家，进化论者。——译者

规则和语言一样是后天学会的。如第4章所述，人脑的建构具有语言潜能。经生物进化已经演变产生了新皮层的各语言脑区，而且在出生时、在听到不管哪种语言之前，这些脑区已经成形。同样地，人脑的建构具有按照价值体系来运作的潜能，而最初学得的价值体系是幼儿周围的环境里的文化所体现的价值观念。

正如动物之间存在较低级的通讯交流(第4章)那样，动物之间也存在较低级的社会组织结构，其行为模式既有本能的基础也有后天学会的成分。早期原始人的“文化”可能就是以我们灵长类先祖的这种“社会”为基础演化发展而来的。我们可以推测，这种发展的动机是满足诸如有组织的巡猎和交战、分享食物以及开发工具制作等活动对社会凝聚力的需求。比如化石记录显示的砍砸器历经数十万年的非常缓慢的改进发展过程就是一个例子(图6.10)。而最重要的一个例子应该是语言交流的逐渐改进发展，增强了社会凝聚力和互相理解(Tobias, 1981b)。

不幸的是，有些“先进”思想家有一种顽固的成见，他们总是贬低传统价值体系，认为这些价值是陈腐过时的，大概是因为这些价值的宗教根基。他们提出的挑战是要用一种或是基于科学理性主义(Monod, 1971; Sperry, 1983; Changeux, 1985)，或是基于进化原理(Pugh, 1978; Wilson, 1975, 1978)的伦理来取代传统的价值观。所有这些价值体系的一个共同特征是其唯物主义根基，尽管有的可能没有明说。而传统价值观的倡导拥护者，我可以列举波普尔(Popper, 1972)、兰格(Langer, 1951)、索普(Thorpe, 1974)、海克(Hayek, 1978)和我自己(Eccles, 1980, 第9章)。遗憾的是，唯物主义偏见已经搞乱了我们的传统价值体系，而用唯物主义的教条主张取而代之，莫诺(Monod, 1971)的著作就属于这种情况。

人科动物的生物进化已经达到了它的巅峰。人类基因组当然仍继续有突变发生，而且在极广大的人口里基因突变将无限量地更为频繁。比如，对现代人起源最有意义的遗传转化可能是当原始人人口达到200万左右的时候发生的(Deevey，1960)。而当今的人口是那时的2000多倍。但是，面临如此巨大的基因库的稀释作用，这些基因突变是无法保存下去的(第1章)。人猿进化的方式是小边缘隔离种群独自持续繁衍许多代长达几十万年之久，而当今世界无所不在的通讯交流杜绝了这一脚本得以重演的任何机会。

更何况，现在全社会的目标是采用社会福利和卫生保健来保障每个人的生存机会。要完全逆转适者生存的自然选择法则是不可思议的。实际上，眼下的情形正在走向这种倒行逆施：社会最低层成员具有最高的生育率。有人因此会想到一种穷途末路的绝望办法，提出引进像希特勒打算对雅利安人社会进行的那种有选择性的生育规划。这种办法对繁殖家禽家畜非常成功，但对人类社会而言则需要一个独裁当局来操纵一个人类繁衍设施长达数百年之久。因此，我们可以预见，人类不可能再有进一步的生物进化。进化论学者应该认识到这一点，应该著书立说阐述这一点，否则有关的意识形态就会被科幻小说家所占据。

另一方面，文化进化则不存在这种生物局限性。文化进化的走向取决于人类的创造力。一项历史调查表明，世界Ⅲ的各个组成成分(见图4.2)的进化过程并不同步、持续和平衡。对这一论题可能会有许多争议！我们可能对人脑在新的未知领域里的创造潜能有这样或那样的疑虑。但真正伟大的奇迹是，原始人进化的平凡过程创造了人脑，和早期现代人的生存所需的脑相比，性质完全不同，能力也处在不同的量级上。数学和音乐这样的奇迹就是例子。这是华莱士

曾经考虑过的问题(见10.6节)。

我们当前所处的时代在保存文化成果方面是卓越的。博物馆和图书馆得到空前的发展，成为评论鉴定文化的最高中心。而且，随着视听媒体记录和复制技术的发展，对各种艺术作品的保存不再受到条件的限制。但是，有人可能会对保存资料的巨大数量感到不安，只要我们想象一下地球不可思议的漫长未来，地球将在阳光下一如既往地继续绕太阳运行15亿年！比如，即使是考虑对未来几百年间科学文献的收藏也已经超出了我们的想象。

10.4 心灵的概念

在开始讨论意识的进化和创生之前，我将就几位近代哲学家对这个论题的看法先做一个概述。(我给本节选的标题有几分讥讽的意思！)

从表面上看来，哲学家们在支持有关心灵的一元论—唯物主义哲学这一点上有惊人的共识。但如果我们近观细察一番，就不难发现他们的信念其实是有很大差异的。而且在上几十年间逐渐走出行为主义黑暗长夜的过程中，这些哲学家各自的信念也发生了变化(Beloff，1965)。光从他们的用词上就能体会到这种变化。当赖尔(Ryle，1949)挑战性的书《心灵的概念》(*The Concept of Mind*)的影响达到其最高点(或许是最低点吧！)的时候，像心灵、意识、思想、目的、信念这类的词是不允许使用的。为了驱除笛卡儿的脑体机器的幽灵，任何带点笛卡儿二元论味道的词都是“肮脏”的，在“温文尔雅”的哲学讨论中绝不允许使用。具有讽刺意味的是，哲学上最猥亵的词语是一组新的四个英文字母的词：mind(心灵)、self(自我)、soul(灵魂)、will(意愿)！

这些自认是一元论唯物主义者或是物理主义者的哲学家，其信念其实五花八门、相去甚远。然而，这种变化多端可能是一个时间函数，也是一种文化进化！饶有趣味的是，阿姆斯特朗在1968年和1981年出版的两部著作里阐述的观点就有明显的改变，而且在丹尼特(Dennett，1969，1981)和赫布(Hebb，1949，1980)的前后两部著作之间也可发现这种变化。这些哲学家用词上的前后变化也能让人感到赖尔的影响在这几十年间的日渐衰退。

哲学家们有一种迷念，总想驱除“脑袋里的那个小矮人”的幻觉，因为这是笛卡儿二元论残存在民间哲学里的遗迹(见Dennett，1969，p.190)。丹尼特认为研究一个人，我们应该察其言观其行，而不应该专注于其心灵(因为这会导致笛卡儿的精神)或其躯体(因为那是毫无用处的)。按这样的说法，那么到底什么算是一个人呢？在某种程度上，在我们试图对心脑问题作科学分析的时候，我们必须深入到作为一个整体行为实体的人的内部，在其运作的终极微位上来研究大脑里的神经事件(第8章)。

阿姆斯特朗在他《心灵的本质》(*The Nature of Mind*)一书(Armstrong，1981)第4章里对意识的经验曾作出过令人满意的说明。一个完全失去知觉的人拥有一个具有知识和信念的心灵，这个无意识的人并没有失掉其心灵，只是暂时搁置了一会儿而已，这听上去有点奇怪。然而，即使当人处于无意识状态的时候，有时偶尔也会解答了一道难题，或发现了一个恰到好处地表达某个主意的方式。这些精神的东西会随后出现在我们清醒时的意识里。阿姆斯特朗称这种功能特性为最低限度意识(minimal consciousness)，因为其间某种精神过程的确发生了。

当我们从睡梦中醒来并开始意识到我们所处环境的时候，我们会

辨认出一类和感知有关的特殊精神活动。最低限度意识于是转变成**感知意识**(perceptual consciousness)，这是一种半清醒的状态，或更贴切地说是一种不专注、不留意的状态。

不管怎么说，此时此刻这个人仍然缺乏完整的意识，后者是对精神活动的感知。

> [这种]内向感知过去一直被称为内省(introspection)或内省性觉知(introspective awareness)。因此我们不妨把这第三种意识称为**内省意识**(introspective consciousness)。这是一种对我们自己心灵正在进行的活动和所处状态的像感知那样的觉知……由于内省本身也是一种精神活动，内省自身也可成为内省性觉知的对象。(Armstrong，1981，p.61)

我在这里直接引用阿姆斯特朗的原话，是因为这些话和我自己的信念非常接近，我不想给人留下我对他的话解释过头的印象！

内省意识就是我们所谓的自我意识(见 Popper and Eccles，1977)。当我们的注意力集中到某个感知经验上的时候，内省意识在高度觉知的状态下得以启动而发挥作用。对其他精神状态(包括列在图 9.5 内在感觉下的各项：感情、记忆、思想和意向)也同样如此。我们用经过内省觉知到的所有这些正在进行的活动和所处状态来形成我们自我(一个单一连续实体)的统一基础。各种内省意识的这种统一是最为重要的，因为这为有条理地省察我们的价值体系是如何整合到我们的决策过程中去的提供了机会。因此，正如阿姆斯特朗所说，“高度完全清醒的内省意识只有在用正常途径无法解决问题的时候才会出现。”在听了阿姆斯特朗的这些唯心主义的论述和结论之

后，再听到像“一个物理主义者将所有内省觉知到的正在进行的活动和所处状态都认作是大脑的物质状态”这样的话就不能不令人感到惊讶了。

内省意识包含了把注意力集中到所省察的精神事件上，阿姆斯特朗因而提出内省意识对事件的记忆至关重要。大家一般都认同，没有留意到的事件是不会留在记忆里的。值得特别注意的是，事件记忆提供了自我的过往历史的基础。这一点引出了阿姆斯特朗强有力的结论，

> 没有内省意识，我们就不可能察觉到我们自身的存在，我们的自我也就不会对他自己成其为自我，我们因而可以理解为什么内省意识会成为任何精神存在的一个条件，或甚至于任何存在的条件。（Armstrong，1981，p.67）

我们会进一步问到：对其他高等动物是否存在有意识觉知的确凿证据(8.2 节；Griffin，1976，1984；Eccles，1982a)？最低限度意识和感知意识对它们来说已经足够了吗？迄今为止几乎找不到高等动物具有内省或自我意识的证据，但它们看上去的确具备了感知、感情、记忆、意向甚至思考等精神属性(见图 8.5)，许多物种具备发达的事件记忆能力。我认为，这些高等动物具有高于阿姆斯特朗所描述的感知意识的意识，处于从感知意识到内省意识的过渡状态。

丹尼特仍在推行赖尔的哲学，但他在说下面这句话的时候已经开始有所背离赖尔的思想，

> 心灵的核心特征就是意识，这是一种看上去比任何其他的东西更为“精神性”和非物质性的“现象”。（Dennett，1969，p.99）

但他对意识进行分析时，企图证明意识不是心灵的一个特征，而是许多特征的互不相容的集合。丹尼特的目标是要铲除“脑袋里的那个小矮人”，后者就是二元身心交互作用论中代表自我的独立实体，在赖尔将它从二元论机器里驱除出去后又起死回生了。丹尼特批评内省意识的思路仍然依赖于笛卡儿需要一个可靠呈报者的观点。然而，他把意识一分为二：一种是有意向性的、尤其是对感知的觉知，另一种是对某种和思想根本就没有关系的些微残余的觉知（Dennett，1969）。

赫布饶有兴味地论述了心灵的几方面特征。他的目标是要发展一种有关心灵的生理学理论，即神经细胞集群理论。他认为思想是在一系列抽象层次上的表征过程。

> 非言语性思想可能存在于一个高层次上，即使该思想参照了某种终极言语功能特性也不例外。但任何会作文的人都知道，将其想法写成文字会使其思想更为敏锐。语言是人类行为的与众不同的突出特征，看来对人类思想来说也是如此。（Hebb，1980，p.116）

这些话绝对不是唯物主义的。

塞尔也同样唯心地而不是唯物地表达了他的观点。他在书的末尾这样写道，

> 我有意识，是由于我觉得我是有意识的。我们可以发觉有关我们自己的和我们行为的各种各样的令人惊奇的事情；但我们却无法发觉我们不具有心灵，无法发觉心灵不具备有意识的、主观的、意向性的精神状态；我们也无法发觉我们没有试图采取自愿的、自由的、有意图的行动……我的主题一直是：除去几个重要的例外，我们有关我们自己的常识性唯心观念与我们将自然当作物质系统的观念是完全相一致的。(Searle，1984，p.99)

如果真像他们所说的那样，所有这些说法都是有道理的，都是和图 9.5 所示的二元身心交互作用论示意图相吻合的。对像阿姆斯特朗、丹尼特、赫布和塞尔这样的哲学家来说，其难处在于非物质的精神事件如何能对大脑里的突触发挥作用这个不解之谜。因此他们唱的是二元论的调子，但坚称自己是一元论唯物主义者［斯佩里也是这样(Sperry，1982)］。但我们在 8.8 节里已经给他们指出了一条出路。

在赖尔嘲弄性地给“脑袋里的那个小矮人”起了个“机器里的幽灵”的称谓的时候，他无意中道出了一个颇有价值的见识。我将托赖尔“幽灵”之福，以几句讥讽的话来对本节作总结。我们可以对心脑二元论作如下的研究类比：传统上称为幽灵的东西是非物质的心灵，心灵是大脑机器的程序设计师，而大脑机器可与一台计算机的硬件和软件组成部分相类比！在 10.7 节的末尾我将对这一类比作进一步的发挥。

10.5 什么是人性

本节将举例说明，原始人进化无疑是质上的、而不仅仅是量上的

发展演变(10.2 节)。

10.5.1 时间序列关联意识

正如斯特宾斯所说的,

> 时间序列关联意识的概念表述了人类得益于用对过往经验的记忆来规划未来的杰出能力。这种能力在包括猩猩和其他动物在内的人类祖先身上至少并不发达……对这些动物的行为模式所做的细致研究发现,其行为是自动的、刻板的、相对不那么灵活变通的。当周遭环境出现不同寻常的意外变化的时候,这些动物缺乏灵活变通的能力;而聪明的人类则能实施完成他们为自己规划的行为模式。(Stebbins, 1982, p.364)

英瓦尔(Ingvar, 1985)曾以其真知灼见论述了人类有意识觉知的时间组织结构。我们生活在一个由过去—现在—将来组成的时间范式里。当人们有意识地察觉到*现在*这个时刻的时候,这种经验不仅包含了对过去事件的记忆,也包含着对未来事件的期待。这种期待是一个包含了先前对未来期待的记忆的众多精神过程的复合体。我们在脑海里不断地复习预演各种规划好了的行动,在想象中审查这些行动可能导致的种种后果。英瓦尔给这种精神操作起了个佯谬的名称:*对未来的记忆*(memory of the future)。这是一种记忆,记住的并不是已经发生的事情,而是我们在考虑规划好了的未来行动及其所有可能后果的时候所体验到的期待情结。象棋这样的博弈游戏就是这种记忆的一个极佳模型!这种记忆也可以称为*记住的期待*(remembered anticipations)。

一旦这一概念被提出来并加以考虑,我们不难看到,我们自我意

识经验的大部分被这种记住的期待所占据，各种期待被加以估价而导致对规划好了的行动作出一些变更。我们眼下体验到的“现在”因此被投射到了未来。英瓦尔(Ingvar，1985)提供的临床证据表明，额叶—前额叶新皮层因其操纵处理序列信息的能力(Fuster，1980)而在这种记忆中起了主要作用。

图 10.3 所示为罗兰(Roland，1981)作出的引人注目的发现：当人类试验对象集中其注意力在其手指上，而且被告知其手指会受到刚好可察觉到的轻微触觉刺激的时候，其大脑皮层的后中央脑回和中前额脑区的区域性脑血流量有所增长。由于在实验记录过程中实际上并没有给试验对象加触觉刺激，这些增长肯定只能是精神关注的结果。因此，图 10.3 清楚地表明，注意力的精神作用可以激活大脑皮层的适当脑区。在另一个实验里，试验对象专注于对其嘴唇加触觉

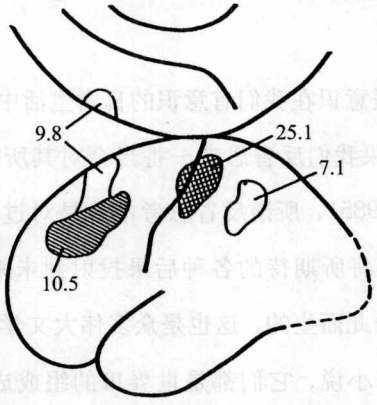


图 10.3 在纯粹有选择性的体觉注意(即在没有末梢刺激的情况下有体感察觉)实验期间，区域性脑血流量的平均增长百分比及其平均分布区域。各个激活区的大小和位置是各试验对象激活区的几何平均。各试验对象的激活区已经由各试验对象的脑区立体定位空间转换到了标准脑区比例立体定位空间上。分别来自左右两半球的数据被并在一起合用。交叉阴影区脑血流量增长的统计显著水平在 0.0005(t 检验，单侧检验显著水平)；其他区域 rCBF 增长的统计显著水平在 0.05。基于八个试验对象的数据。(Roland，1981，permission Amer. Physiol. Soc.)

刺激的可能，得出了类似的结果。当然这回激活了的躯体感觉脑区是对应于嘴唇的部位，而前额叶的相当大的脑区在这种期待期间也被激活了。

基于区域性脑血流量测验，在休息和白日做梦状态下，前额叶皮层神经活动要比其他新皮层脑区高 10%—30%（Ingvar，1983）。双侧前额叶皮层的损伤会导致“失去未来”综合征，表现为漠不关心、缺乏志向和失去先见之明。英瓦尔于是更进一步地推测，

> 如果我们不了解字词发音和语句产生的序列动作规范，我们就不可能理解序列词组和话语的意义。这一见解可能具有普遍意义：只有当我们了解了对未来行为和认知的各种序列规划（即能够使用我们“对未来的记忆”），我们才能从大脑不断接受到的巨量感觉信息里选择和理解有用的信息。（Ingvar，1985，p.134）

时间序列关联意识在我们有意识的日常生活中所起的作用，怎么说都不过分。如果我们反省思考一番当会对其所扮演的角色更为赏识（Weiskrantz，1985），所谓反省思考本身是对过往体验到的事件和问题加以考虑，再将所期待的各种后果投射到未来。日常生活中的戏剧性事件就是由此而生的，这也是众多伟大文学作品的创作基础，包括诗歌、戏剧和小说，它们都是世界Ⅲ的组成成分。想一想莎士比亚剧作或侦探故事，它们是怎样建构在剧烈紧张的时间序列关联意识的基础上的。从时间序列关联意识可清楚地看到，有人性的人已远远超越了其猿人祖先。

10.5.2 创造性想象力

当我们的心智不为感觉经验所充斥的时候，某种图像经常会浮现

在我们的想象空间里。而且这个图像又会唤引出其他的图像，后者又引出更多图像，如此下去，就像我们通常白日做梦时体验到的那样。如果一个人具有充实发达的心智，这些浮现在其想象空间里的图像可能优美精妙、浑然天成。如果我们以某种(言语化、音乐化或形象化)语言把这样的图像表达出来，我们所做的可能就属于艺术创作了。一个人可以用这样的**创造性想象力**(creative imagination)向他人展示自己的见识和理解。创造性想象力是人类各种活动里最为深刻的一种。

另一方面，相比而言要低好几个层次的想象力表现在儿童的游戏或成人的幻想里，甚至在许多幼年哺乳动物的玩耍嬉戏里。

我们不禁要问，这些想象到底发生在脑的哪些部位呢？借助放射显影技术发现，参与各类想象活动的各大脑皮层脑区中都包括了前额叶。图 6.9 和图 7.14 所示实验包括了三种类型的想象：序列递减去三的心算、默念无意义字词序列、想象沿熟悉的路径旅行并对逐次相继出现的景色在脑中做形象化想象。其他涉及的大脑皮层脑区则和特定的想象任务有关，比如语言脑区和视觉脑区。抽象想象因为和科学想象力有关而值得特别注意。对抽象想象还没有做过这样的实验，但可以肯定前额叶皮层会起更加主导的作用。

莫诺(Monod, 1971)指出，科学研究的博弈过程中的想象力和儿童游戏里的想象力是非常不同的，前者是按照极为严格和极高要求的规则来进行的。科学研究里的想象力是一种非常特殊的创造力，是以概念上极为清晰地掌握若干基本假设为先决条件的，这些基本假设必须被严格遵守，否则你就不是在从事科学创作。我不断地收到大量有关脑的文章和著作，看来对心脑问题的研究还没能严格遵循科学研究的原则，目前还只是伪科学(pseudo-science)。

我们可以列举对和科学创造性有关的创造性想象力的一些见解。让我们按照波普尔(Popper, 1972, 1975)的思路首先指出，每一个科学发现都是从一个难题困境演化而来的，每个难题不是来自现存科学信念就是来自新的见解。科学家们因而对所面临的难题困境心神不宁。一个难题被确定并开始得到研究，这对一个科学家来说是一个巨大的挑战，因为这个难题来自他自己理解透彻的领域。我这方面深有体会，这样的难题简直就会占据你的整个身心。正如波普尔认定的，你应该为你的难题而呕心沥血，或应该对你的难题有交感直觉。你投入到你的难题里，几乎和它融为一体。这有可能是一次非常令人愉快的探险，但另一方面你也有可能被其所困扰，甚至在你的睡梦里难题也像幽灵那样缠着你不放。

一位科学家通常首先认准一个科学问题，然后查阅所有有关文献以期掌握该问题的来龙去脉和了解他人曾经尝试过的解答。科学家们常会做所谓的*主观模拟*(subjective simulation)，即把自己等同于所研究问题里的对象：电子、离子、原子、分子、细胞器、突触棘、细胞等等。这种实践为科学家们提供了身临其境、栩栩如生的想象洞察力，从而引发许多想法和思路，再由科学推理过程对这些想法进行甄别。许多创造性思路经过这样的思想试验后被否决和放弃了。这就是科学思维博弈的乐趣之所在。经过这样的思维博弈，科学家们对所研究的问题有越来越多的了解，这种专业技能使得科学家们能更有效地甄别自己和他人的进一步的试探性想法。看来，最终得出的那个经得起科学鉴定并符合试验预测的创造性想法，多少有点侥幸。

英文里有一个绝妙的词“serendipity”，意为“偶遇奇缘的好运”，是指这种好运出乎意料地降临到某人头上。这个词是沃波尔

(Horace Walpole)于1754年根据一个题为《锡兰三王子》(*The Three Princes of Serendip*)的童话故事杜撰的，“锡兰”是斯里兰卡的古称。沃波尔写道，

> 三位王子在漫游的时候，总是出于偶然或睿智发现了许多本不为他们所求的事物。

一个重要的问题是，一位科学家到底怎样才能得出好的科学想法？波普尔(Popper，1975)提出，把你头脑里所有的想法都过一遍，去除那些经不起甄别批判的想法。这是一个和生物进化里自然选择类似的过程。能幸存下来的好想法是相当罕见的。

我自己的经验是，在寻求一个好的新想法的时候，我会先让有关该难题的知识以及我对先前尝试过的解答的评估充斥我的心智。然后我等着由此引发的精神紧张状态有所突破。此间我可能会像爱因斯坦那样外出散步或听听音乐。这个过程称为孵化期。此间我不和我处于紧张状态的心智较劲，只是期待着一个好的创造性想法会自己涌现出来，而好的想法经常就是这样爆发出来的。有的时候把难题和各种想法用笔写下来是很有帮助的。毫无疑问，这种创造性过程几乎完全是下意识地完成的。但是一旦一个好的想法爆发了出来，我就会马上沉浸到精神高度集中的状态中去，这可能会持续相当长的时间，就像有关牛顿的故事里讲的那样，他经常会神志恍惚地待在三一学院的办公室里。

将智力和想象力这两种基本精神属性清楚地区分开来是很重要的。我们都很熟悉自己是怎样依据领会速度、理解深度、表达清晰度、知识兴趣范围以及尤其是见识洞察力这样一些属性来判断他人的

智力的。智力是可以通过多种考试测验来加以量度，以像智商那样的一维函数(依据存疑)来估量的。而想象力则是一种微妙得多的精神现象，我还没有听说过有对想象力做估量的测验。但创造性想象力的的确确是脑最为重要的特性。想象力不是学来的。想象力是一种天赋，我们只能对大自然赋予我们这样的天赋不胜感激。这是我个人对我拥有的天赋所持的态度，正是我的天赋使我能作出迄今为止所有的作为。

波普尔在批判否定拉普拉斯宿命论(Laplacean determinism)*时指出，

> 按宿命论的说法，人类的创造性纯粹出于偶然。毫无疑问，创造性的确有偶然性的因素寓于其中。但认为艺术或音乐创作完全可以用化学或物理学来解释的理论，在我看来是荒谬的。就音乐创作而言，至少部分地可被解释是由于来自其他音乐的影响(这同时也激发了音乐家的创造性)；而对一位音乐家的创造性来说，最重要的是音乐的内在结构，对这样的(在音乐和所有其他世界Ⅲ现象里发挥作用的)内在法则和约束的吸收运用(和偶尔的违抗)是极为重要的。
>
> 因此，我们可以清楚地看到：我们的自由，尤其是创作自由，受到所有三个世界约束的制约。如果贝多芬(Beethoven)不幸在出生时就已失聪，那他将不太可能成为一名作曲家。而作为一名作曲家，他无拘无束地将他的创作自由置于世界Ⅲ的结构

* 或称决定论，该理论认为所有现象都是由先前存在的情况造成的，没有一件事是偶然发生的。——译者

性约束的制约之下。正是在世界Ⅲ这个自治世界里，他既有自由像一名攀登喜马拉雅山的探险家那样选择他自己的路，同时又受到他人已走过的路径和来自他所探索的世界里各种约束的限制。正是在世界Ⅲ这个自治天地里，他作出了他自己的伟大而原真的发现。(Popper，1982，p.128)

10.5.3 意愿自由和道德义务

我们在第8章里以图解方式介绍了辅助运动脑区(SMA)的提早发放活动是如何引起猴(图8.3)或人(图8.4)的随意运动的。图8.5则以示意图描绘了随意精神意向是如何对联络脑区(也就是SMA)的树突丛起作用的(Eccles，1982b)。迪克和孔哈博(Deecke and Kornhuber，1978)揭示了这种响应存在于预备动作电位里，该预备动作电位可在位于SMA上方的头皮上记录到，是对意愿引发的简单动作的响应。

图10.4是人脑的心脑交互作用信息流示意图，和图8.5的不同之处在于人类以自我和意愿为核心。通常总是认为意愿参与随意运动的运作，而所造成的道德后果则由自我来估价。从而使由意愿引发的行为承担道德义务。为了在示意图10.4中表达出这样的关系，来自“意向”的箭头经过意愿再到达联络脑区，而不是像简单随意动作那样直接地由意向对联络脑区起作用而缺乏道德考虑，非人类动物则总是后一种情况。

在讨论自由意志的时候，塞尔作出了如下定义：“自由意志是一种信念，我们应该以和我们实际行事方式不同的规范来行事。这种信念反过来又是和有关道德义务和人性的信念联系在一起的。”然而，他接下来指出，

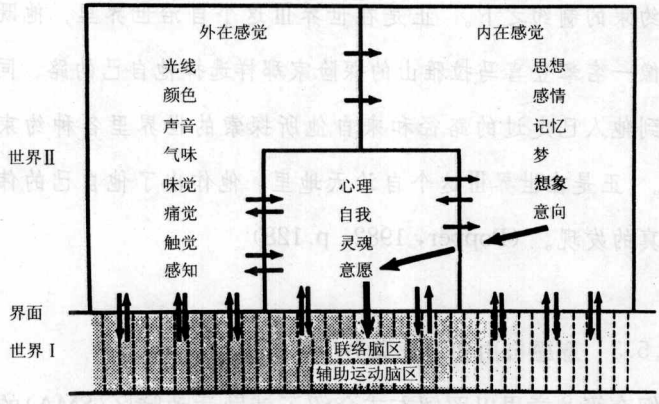


图 10.4　图 9.5 所示人脑的心脑交互作用信息流示意图。 世界Ⅱ由三个组成部分(外在感觉、内在感觉和心理或自我) 以及用箭头标出的各组成部分之间的通讯联结构成。 跨越世界Ⅰ和世界Ⅱ之间界线(即联络脑区和这些世界Ⅱ组成部分之间)的通讯联结也用箭头标出。 联络脑区按柱状结构排列(以垂直虚线表示),面积巨大,可能包含了 1000 多万个树突丛(本示意图里只画了数十个)。 图中以三个粗箭头来提示辅助运动脑区(SMA)和来自世界Ⅱ的意向之间的特殊关系,即如我们在正文里讨论过的那样,意向对 SMA 树突丛的潜在特定作用。 图中把世界Ⅱ放在世界Ⅰ之上完全是出于示意目的,并不代表任何实际空间排列。 世界Ⅱ的实际空间位置应该是在其发挥作用的地方,即如箭头所示是在联络脑区的树突丛里。

如果我们想要获得彻底的自由,看来我们就必定要假设,我们每个人的头脑里存在一个自我,这个自我能干涉大自然的因果关系。(Searle,1984,p.92)

因此,塞尔对“彻底自由”的否定是因为其和物理学相左。 但我在 8.8 节里提出,自我事实上的确能够通过对大脑突触微位施加类似于量子力学概率场的作用,来干涉自然因果关系。 因此,我们没有必要只是因为意愿有悖物理学而放弃意愿自由的信念。

塞尔总结道,

出于我还不能真正理解的原因,进化赋予了我们这种对随意

> 动作的体验形式……我们对自由的体验渗透了我们有意识的随意意向行为的方方面面。正是出于这个原因，无论怎样讨论都无法使我们相信我们的行为是不自由的。(Searle，1984，p.98)

必须认识到，我们自婴儿阶段开始就一直在不断地测试我们行为的自由度。如果我们的自由度开始退化，我们的脑可能有损伤，应该去看神经科医生！

道德义务是不适用于非人类动物的。尽管非人类动物能作随意运动(见图 8.3)，它们并没有像人那样以“意愿”来驱动随意动作。人在按道德的或不道德的决定作出行动之前，会首先评估该行为后果的好坏。

10.6 人性的进化

著名行为学家拉克(David Lack)于 1961 年出版了一本名为《进化论和基督教信仰》(*Evolutionary Theory and Christian Belief*)的书。像我在本书中试图做的那样，在他的那本书里，他推崇正宗达尔文进化学说，批判基督教徒和不可知论者想用“生命力”(life force)或“整体冲动”(holistic urge)来解释像眼睛这样的复杂构造的进化的企图。他总结道，

> 进化是经自然选择之手发生的，这一点就说明了进化不是“随机”的，而是自然法则的结果。这些自然法则是否严格地确定了进化路线和进程，以及进化路线和进程是否是由上苍规划的，这些形而上学的问题已超出生物学的范畴。(Lack，1961，p.71)

拉克接着提出了三个论断，

> 世俗人文主义者尽可以主张否定基督教信仰，但由于看来不大可能用进化过程来证明高道德标准或抽象真理是正当有理的，他们自己也面临着同样巨大的两难困境。（Lack，1961，p.109）
>
> 如果道德、真理和个人义务是正当合理的但不在科学的范畴内，那么达尔文进化学说就不可能对人性作出恰当合理的解释。（Lack，1961，p.109）
>
> 科学还未能对善（道德）、真、美、个人义务或自知作出解释……也就是说人之所以为人的核心不在科学研究的范围内。（Lack，1961，p.114）

事实上，科学伦理学和科学哲学的确不在科学的范畴内，而属于哲学领域。

在讨论人性进化的时候，应该提到与达尔文共同发现自然选择理论的华莱士（A. R. Wallace）。和达尔文不同，华莱士觉得人类的智能只能以宇宙上苍智能的直接介入来解释。他于1869年发表在《述评季刊》（*Quarterly Review*）上有关原始部落人（他大半生和原始部落土族人住在一起）的文章激怒了达尔文。他说，

> 自然选择只可能赋予未开化种族比猩猩脑略微高明一点的脑，但实际上未开化种族的智能比我们开化社会的普通成员只略低一点。

在华莱士的漫长生涯里，他周而复始地不断考虑这个问题。

> 赞同人是经自然选择进化而来的基督教徒，会要求加上以下这一点：人拥有精神属性，包括善或恶，这些精神属性不是进化的结果，而是有其超自然的根源。（Lack，1961，p.115）

10.7 自我或灵魂的创生

对试图理解我们自己以及我们与世界（包括其他自我）之关系的任何尝试来说，我认定有两个命题是根本的。这两个命题可归类为原初确实性*。

第一个确实性是，我们每一个人都是独一无二的意识存在。第二个确实性是，包括我们每个人的身体和大脑在内的物质世界是存在的。

当代哲学忽略了涉及每个自我所体验到的唯一性的问题。这大概是因为无处不在的唯物主义对源于心灵体验的基本问题采取视而不见的态度。我的使命是专注于我们经验世界里最卓越的事件，即我们每个人是怎样成为有自我意识的、独一无二的存在的。这是超越科学之所及的一个奇迹。

毫无疑问，每一个人性之人都能认识到他自己的唯一性，这一点广为社会所接受而成为社会生活和法律的基础。当我们探寻这种信念的根据基础的时候，现代神经科学排除了由躯体提供任何解释的可能。这样就只剩下另两种可能：脑和心理。唯物主义者肯定会选择脑，而二元身心交互作用论学者必定会认为世界Ⅱ里的自我（见图9.5）才是我们所体验到的唯一性之所在。放弃任何对自我唯一性的唯我论解释是很重要的。我们对此的直接体验当然是主观的，完

---

* 类似于数学里的公理。——译者

全来自我们的脑和自我。其他自我的存在性是经由主观主体间的交流确立的。

如果说一个人所体验到的唯一性直接来自其脑的唯一性，我们必须对人脑唯一性的程度等级作考察。这种唯一性不可能是人脑皮层上百亿个神经细胞间无数具体连接的唯一性。因为这些神经连接因可塑性和退化而不断地在发生变化。唯物主义最通常的主张是，我们所体验到的唯一性来自我们遗传基因的唯一性。但还没有人用批判的眼光来审查这种主张的蕴涵。首先，根据詹宁斯(Jennings, 1930)、埃克尔斯(Eccles, 1970, 1979)和索普(Thorpe, 1966, 1978)所做的论证，假定为经验唯一性基础的独特基因组，是对保守估计5万个人类基因所做的无穷不可几基因抽奖(10^{15000}对50 000)过程的产物。再者，斯滕特(Stent, 1981)指出，由于沃丁顿(Waddington, 1969)的所谓“发育噪声”的作用，脑的表现型发育与其基因型指令可以相差甚远。比如，基因型指令的确参与了脑的建构，但基因型指令是在一个对其表现型建构过程有极大调制作用的环境里发挥作用的。同卵双生的双胞胎虽具有完全相同的基因型，但由于他们发育噪声的不完全相同，他们脑的建构也就有所不同。为解释生物后成可能性分布地形，沃丁顿(Waddington, 1969)杜撰了“chreod”一词，意为必然轨迹*，正是在这样的后遗传地形上，最初的基因型指令建构了包括脑在内的表现型。重要的是要认识到，人脑的基本神经连接在出生以前已经建成，已经就绪，以应对贯穿一生的学习过程

---

* 大约50年前，胚胎学家和遗传学家沃丁顿(Conrad Hall Waddington, 1905—1975)用必然轨迹的概念来描述生物体内各种细胞的发育过程。沃丁顿想象生物体内任何单个细胞的发育过程是在其后遗传地形上的移动过程。单个细胞最终发育成何种细胞取决于该细胞最终滑落到这种后成地形数个低谷中的哪个低谷里。细胞在其发育的初期具有可塑性，可能最终发育成不同类别的细胞。但随着发育进程，细胞的发育终点变得不可逆转。——译者

引起的突触连接微妙精细的变化(7.5.1 节)。 因此，从受精卵提供的遗传指令到新生婴儿的脑之间存在着一个巨大的发育鸿沟。 人们将认识到，发育噪声搅乱和打断了由我们的基因唯一性得出我们的经验唯一性的任何企图。 我们已经认识到，这种企图面临着一个困境，这个困境就是支配一个人的独特基因组实际存在性的无穷不可几的基因抽奖过程。

对这个不解之谜的一个看似有理的常见答案是，断言其中的决定性因素是该自我贯穿一生所积累起来的经验的唯一性。 我们的行为和记忆，事实上我们内在的、有意识的生命的全部内容都依赖于我们积累起来的生活经验，对这一点大家很容易认同；而且无论我们的生活内容有多么巨大的变化，到了某个紧急事件引发的决断关头，我们仍旧是同一个自我，仍旧能够依赖于我们记忆的连续性追溯到我们一两岁时最早的记忆——不同外观内的同一个自我。 我们既不会消除一个自我，也不会创造一个新的自我!

既然唯物主义的回答无法解释我们体验到的唯一性，我被迫把自我或灵魂的唯一性归咎于一个超自然的神圣造物(supernatural spiritual creation)。 用神学术语来解释就是说：每个灵魂是一个新的神圣造物，后者在受孕和分娩之间被植入胎儿。 正是独特个性的内在核心的确实性(图 9.5)使得这个“神圣造物”成为必然。 我必须承认，没有其他任何解释可以成立：遗传唯一性以其不可几的抽奖过程而无法解释自我的唯一性；环境分化也不会确定一个人的唯一性，而只能对其作一些修改、变更而已。

这个结论有不可估量的神学意义。 它加强巩固了我们对人类灵魂和以神圣造物为其奇迹般起源的信仰。 它不仅承认了至高无上的上帝、宇宙的缔造者、爱因斯坦(Einstein)所相信的上帝，也承认了

给予我们生命的慈爱上帝。

拉克曾简洁地表达了他作为一个基督教达尔文主义者的信仰，我的信仰和他的非常接近，只是我把我的信仰扩展到所有的重要宗教。

> 基督教徒视灵魂为一个人的神圣部分……每个人的灵魂是和每个个人的本质个性紧密联系在一起的，每个灵魂都是独一无二的；灵魂也负责作出道德判断和得出理性结论，灵魂是不朽的。由于灵魂被认为是如此的神圣，关于灵魂是否存在的问题已超出了科学研究的范畴，因而也不会给达尔文进化学说带来问题……人要么和其他动物一样，在其本性里不具备一个神圣的部分，要么以基督教的观点来看，一个超自然事件曾发生在人首次出现的那一刻。在这一时刻之前，我们的祖先只是类人哺乳动物，而在这一时刻以后，通过灵魂这一神惠天赋，他们才真正地成为人性之人。（Lack，1961，p.88—89）

一个引人入胜的类比(但仅仅作为一个类比)是将躯体和脑比作一台由令人惊奇的生物进化过程创生的、按照遗传密码建构的超级计算机。灵魂或自我就是这台计算机的程序设计师。我们每一个人出生时就已经是一名程序设计师了，而我们的计算机则处于其初级胚胎状态。我们整个一生都在对这台计算机进行开发编程。它是我们处理所有事物的亲密终身伴侣。它既接纳来自包括其他自我在内的外在世界的馈赠，也不断地奉献回赠。而最大的不解之谜在于：我们生来就是程序设计师或生来就能体验到自我；我们一生一世和我们各自的“计算机”联合在一起(在图 9.5 中以跨越世界 I 和世界 II 间界线的互动箭头表示)。

后语　反思和遐想

第 10 章可能给读者留下一个印象，那就是我把简洁优雅的达尔文主义进化过程搞得非常繁杂。我之所以这样做的理由是，传统进化论并没有研讨自我意识是怎样在人猿进化的最后几个阶段里产生的。我只是试图纠正这个严重的疏漏罢了。

生物进化的至高研究对象就是人类的起源。达尔文完成了《物种起源》一书后，又写了《人类的由来》（*The Descent of Man*）。我一生近 70 年的时间是在为撰写本书作准备。记得在 17 岁的时候，我就被有关我自己的进化起源的问题所深深吸引。我从心底里感到，人猿进化的故事就是我从哪里来的故事。在我的想象里我可以感觉到，我们遥远的祖先在数百万年原始人进化过程中探索出来的进化路程是多么的危险和脆弱。回顾这一进化路程，我认识到这是我之所以存在的唯一机遇。这条进化路程是由偶然和必然的自然过程造就的，还是由某种超自然引导以某种神秘的方式造就的？正如拉克(Lack，1962)所说(10.6 节)，人性的各个精神方面将永远超越达

尔文进化学说所能作出的科学解释。

正是出于这个原因，我在前九章里忠实地遵循了达尔文进化学说的唯物主义解释之后，最终在此基础上加上了一个终极概念。生物进化历经了如此兴衰变迁，不禁让人猜想进化路程应该有一个终极目标。“我相信，有一个神圣的天意一直在支配和控制着生物进化中所有的唯物主义事件”(Eccles, 1979, p.235)，而最终导致了人类基因型的创生(见图 10.2)。这是一种特殊类型的人存原理，与德日进主义及其乐观结局的目的论(Teilhard, 1959)* 有某种联系，而且多布赞斯基(Dobzhansky, 1967)在他《终极关怀的生物学》(*The Biology of Ultimate Concern*)一书里也深有同感地对这种观点作了讨论。

此外，因为许多强有力的理由表明，生物进化处于其最近一次伟大创生纪元(也就是本书讲述的原始人的进化)的终点，所以现在正是可以对生物进化的宏大设计作假想的时候了。前面各章里，我们已经描述了生物进化登上现代人的陡峭巅峰的过程。而且看来这是一个真正的顶峰，因为适者生存的有效自然选择过程已经走到了尽头(10.3 节)。按照生物进化的原理(10.3 节)，可预期其后果是从巅峰的缓慢下滑。

我喜欢想象自己像一个脱离了肉体躯壳的幽灵回首俯瞰着苍茫大地。地球起先只是在物理学和无机化学规律支配下处于生物出现前的存在状态。随后，大约 36 亿年前生命的起源神秘地、不知不觉地发生了。接下来经过核酸和蛋白质不可思议的缓慢的生物创生过

---

* 德日进(Pierre Teilhard de Chardin, 1881—1955)，法国天主教进化论者、古生物学家和哲学家，作为北京猿人的发现者之一而闻名，主张宇宙和人类正在走向完美。——译者

程，基因编码的生物化学发展使基因突变和自然选择成为可能。

最终爆发出来的生物创造力，无数生物物种的创生和兴亡，超出了所有想象(Mayr，1963，1982；Simpson，1964)。我们不禁要问，基于迄今为止所有的知识和智慧，是否有可能由某位旁观者预测出生物进化继续发展到原始人进化的路程？多布赞斯基(Dobzhansky，1967)对此已经作出了响亮的回答：不可能！数亿年之后，那个脱离了躯壳的幽灵作为对生物进化这出超自然戏剧的旁观者，在迄今大约1000万年前又目睹了原始人类从类人猿的进化路线分离出来的过程(2.2节)，这一种系分支过程随后导致了本书所讲述的剧情脚本。作为生物进化论学者，我们坚信这样卓越的事件是不可能被预测的，哪怕只是以最粗略的轮廓也无法作出这样的预测。

我们可以揣测，在极为漫长的生物进化过程中，一扇通向未来的窗户只开启了很短的一段时间，其间原始人类这一分支从人科动物的进化路线分离了出来，经南方古猿而最终变成了人(如第2章里所述)。毫无疑问，在这个短暂的创生时期内，埃及古猿、森林古猿和拉玛古猿之间可能发生了最为复杂的人猿首科动物间的相互影响作用。我们所能推断的是，这个“窗户”只开启过一次。从现在开始到遥远的未来，某种类人猿若要再开拓一条能和原始人类进化路线相媲美或甚至超越其上的新的进化路线是完全不可能的了。若要如此巨大的人科动物偶然事件成为现实，地球上所谓的生物“大肆滋生、横行出没”(infestation)的现象就得无限期地延续下去。这本身当然极为奇妙，但从概念上来说是根本不可能的。没有有意识的、富有创造性的现代人的文化进化所带来的一线光明、一点意义，地球将陷于无尽的黑暗里。

我们会问，基因突变是否会形成某种倾向，突破种系渐变论的点

突变的那种框架，导致人脑的进化发展超越对其生存(经自然选择的检验)的实用性。我们可以把这个问题称为华莱士问题(10.6 节)。我们还要问，是否存在某种我们可称之为*遗传推动力*(genetic dynamism)的过程，基于这样的过程，原始人脑不可避免地持续发展以致超越了自然选择的约束？比如(2.6 节)，这样的过程曾在好几个看来互不相干的地域发生过：距今 50 万年前的北京人的脑容量已高达 1 200 毫升；距今 30 万年前的爪哇(梭罗)人的脑容量也已高达 1 200毫升；非洲原始人的进化经历了前尼安德特人和类似尼安德特人的阶段，最早可能在 9 万年前进化到了现代人(2.6 节)；欧亚大陆从前尼安德特人和尼安德特人的阶段，可能于大约 7 万年前在夸夫则进化到了现代人。中国和爪哇的早期原始人看来最终绝迹了，随后被来自欧亚大陆的现代人所殖民化，当然未来的考古学发现可能会更正这个结论。甚至目前世界上的现代人人口也可能来自几个不同的进化发源地(2.6 节和 2.7 节)。

第 2—9 章里讲述的原始人进化的故事，比地球上所有其他的故事甚至整个宇宙间所有其他的故事都更为奇妙。这个故事是人存原理(anthropic principle)的背景主题 [人存原理的简明原版见惠勒的著作(Wheeler, 1974)，珀尔金霍(Polkinghorne, 1986)对此作了概述]。我以为，巴罗和蒂普勒(Barrow and Tipler, 1986)的新作对此所作的阐述是过于繁杂了。然而，如第 9 章和第 10 章所述，当我们每一个人成为有意识的独特存在(unique self-conscious beings)的时候，人存原理达到了一个新的维度。想要解开这种卓越特性的谜底成了我一生研究工作的动机，最后以试图用科学术语来讨论心脑问题、来认识脑而达到了高潮尾声(8.8 节)。科学还原论(scientific reductionism)宣称，唯物主义最终能以神经活动模式来解释精神世界

里发生的一切。我坚持认为，科学还原论(简化法)极度贬低了人类的奥秘。这种信念肯定会被归类为迷信(superstition)那一类。但如图 9.5 和图 10.4 所示，我们必须认识到，我们既是精神的存在(我们的灵魂存在于一个精神世界里)(10.7 节)，也是物质的存在(我们的躯体和大脑存在于一个物质世界里)。

基于 10.1 节、10.5 节、10.6 节和 10.7 节里讲述的有关人性之人的哲学，我们如何从中给人类得出一个信息？我们必须谦卑、谦卑、再谦卑。在我们进化起源才不久以后的今天，我们不应该设想我们是所有智慧的储藏所。谢灵顿(Sherrington，1940)曾把人类比作才刚刚孵化出壳的幼雏！

以现实主义的立场看来，我们每个人生活在地球这座航天飞船上，月球陪伴着我们和其他八颗行星一起在环绕太阳的轨道上运行，这八颗行星的大气和气候条件都极不适合人类生存。然而，囚缚于一地的人类已经登上了月球，而且登上火星也无疑终将变成现实。这些太空旅行只能是短暂的停留而且耗资巨大。只需了解人类生理学的基础知识就可永远排除任何到太阳系以外星球的太空旅行或任何太空殖民化计划。我们可以强调指出，人类将永远扎根在地球上。但一个人死亡以后就可能不同了，假如一个人的灵魂在其躯体死亡以后还能存在的话，我们就能摆脱物理学和生理学的束缚。但是，我们永远无法预先知道死后发生的事情，这可以称为人类的困境(human predicament)。这既给科幻小说家，又给灵媒巫术提供了机会。值得引起极大关注的是，卓著的科学家们在科幻小说家们不间断地狂轰滥炸下可能失掉了他们的批判眼光。

现实地讲，我们必须承认，现代人将在地球这个适宜生存的奇妙家园里一代又一代地、无限期地生存下去。沙普利(Harlow

Shapley)喜欢称地球为一颗物质等级并不高贵的、较小的石头行星。地球在太阳系里的轨道并不出众，我们的太阳只是一颗中等大小的主序恒星，而且位于由1000亿颗恒星组成的银河系众多辐臂之一的远端，我们的银河系又只是其他1000亿个星系中的一个，而所有的星系都是170亿年前宇宙大爆炸的产物。但依照人存原理，我们在地球上的家园是这个宏大设计的中心。只是在不早于10万年前现代人进化起源以来，我们每一个生活在这个微小天体上的人每天醒来，都拥有一个人的躯体和脑。我们作为有意识的自我而存在，这本身就是一个奇迹(第10章)。

宇宙的其他地方是否存在生命，是否也有可能进化成智能生命，这些从来都是不太可能发生的事情。生物学家倾向于认为，地球上的人类生命是不可思议地独一无二的。一点也不奇怪的是，倒是不懂生物学的天体学家们提出，宇宙间只要是环境适宜的地方就会出现生命。

况且，即使宇宙其他地方出现了生命并有所进化，如果这些生命没能最终像本书里讲述的原始人进化那样演化成具有创造性的、有智能的生命，那将是没有多大意义的。到太阳系以外的太空做太空旅行是永远不可能的，因此萨根(Carl Sagan)和德雷克(Frank Drake)搞了一套对以氢放射波长编码的宇宙信号的监听系统。迄今为止该系统记录到的是一片沉寂!

我的观点是我们必须珍惜地球，因为对未来世世代代无数的人性之人，这是我们唯一的家园。我们将永远扎根于地球，永远以具象的自我留在地球上。基于这样的认识，接着前几段里展开的话题，我们可将躯体和脑的死亡看作是我们二元存在(our dualist existence)的解体(图9.5)。寄希望于我们解放出来的灵魂将拥有另一个意义

更深远、经验更出神入化的未来，大概像珀尔金霍(Polkinghorne, 1986)按传统基督教义提出的那样寄寓于某个更新了的具象存在里。来世论从来都是各大宗教的一个主题。

两个基本宗教观念是：第一是作为宇宙造物主的上帝(God the Creator)：以对所谓的宇宙大爆炸及其后果的精湛定量设计为开端(Lovell, 1978; Polkinghorne, 1986)，上帝创造了宇宙及其基本定律，这也就是爱因斯坦所信的超然的上帝(Transcendent God)。第二个是给予我们生命的内在的上帝(Immanent God)：以某种神秘的方式，上帝创造了进化过程中所有的生命形态，尤其是在到人性之人的原始人进化过程中，给予每一个人一个有意识的不朽灵魂的人格。

我们用以下这句话来总结全书：生物进化为有自我意识的存在提供了人脑这一物质基础而超越了它自己，而这个有自我意识的存在的天性是在探求爱、真、美的过程中寻求希望和意义。

参考文献中使用的缩略语

Acta Anat	Acta Anatomica
Adv Neurol	Advances in Neurology
Amer J Obst Gynecol	American Journal of Obstetrics & Gynecology
Amer J Phys Anthrop	American Journal of Physical Anthropology
Amer Nat	American Naturalist
Amer Physiol Soc Handbook	American Physiology Society Handbook
Amer Psychol	American Psychologist
Amer Scientist	American Scientist
Anat Anz	Anatomischer Anzeiger
Ann NY Acad Sci	Annals of the New York Academy of Science
Annu Rev Neurosci	Annual Review of Neuroscience
Annu Rev Physiol	Annual Review of Physiology
Arch Neurol	Archives of Neurology
Arch Psychiatr Nervenkr	Archive für Psychiatrie und Nervenkrankheiten
Biol Reprod	Biology of Reproduction
Biosci Rep	Bioscience Reports
Brain Behav Evol	Brain Behavior and Evolution
Brain Res	Brain Research
Bull Acad Roy Med Belg Ⅶ	Bulletin of the Academy of Royal Medicine, Belgium Ⅶ
Bull Johns Hopkins Hosp	Bulletin of The Johns Hopkins Hospital
Cell Tissue Res	Cell Tissue Research
Ciba Found Symp	Ciba Foundation Symposium
Clin Neurosurg	Clinical Neurosurgery

Cour Forsch Inst Senckenberg	Courier Forschinstitut Senckenberg
Dev Psychobiol	Developmental Psychobiology
Electroencephalogr Clin Neurophysiol	Electroencephalography & Clinical Neurophysiology
Exp Brain Res	Experimental Brain Research
Folia Primatolog	Folia Primatologica
Hum Neurobiol	Human Neurobiology
Int Rev Neurobiol	International Review of Neurobiology
J Anat	Journal of Anatomy
J Anat Entwickl-Gesch	Journal Anatomischer Entrwicklung-Geschichte
J Comp and Physiol Psych	Journal of Comparative & Physiological Psychiatry
J Comp Neurol	Journal of Comparative Neurology
J Hirnforsch	Journal für Hirnforschung
J Hum Evol	Journal of Human Evolution
J Neurophysiol	Journal of Neurophysiology
J Neurosci	Journal of Neuroscience
J Physiol	Journal of Physiology
J Psych Neurol	Journal Psychologie und Neurologie
J Reprod Fert	Journal of Reproductive Fertility
MTP Intl Rev Sci Physiol	MTP International Review of Science Physiology Series One, Volume 8 Reproductive Physiology
Neurosci Biobehav	Neuroscience and Biobehavioral Reviews
Neurosci Lett	Neuroscience Letters
Neurosci Res	Neuroscience Research
Phil Trans R Soc Lond	Philosophical Transactions of the Royal Society of London
Physiol Rev	Physiological Reviews
Proc Natl Acad Sci (USA)	Proceedings of the National Academy of Science (USA)
Proc R Soc Lond	Proceedings of the Royal Society of London
Proc 3rd Intl Congr Primates	Proceedings 3rd International Congress of Primates
Prog Clin Neurophysiol	Progress in Clinical Neurophysiology
Rev Physiol Biochem Pharmacol	Reviews of Physiology, Biochemistry & Pharmacology
Schweiz Mschr Zahnmed	Schweizerische Monatschrift für Zahnmedizn
Soc Neurosci Abstr	Society of Neuroscience Abstracts
TINS	Trends in Neuroscience

参考文献

Akert, K., Peper, K., and Sandri, C. (1975) 'Structural organization of motor end plate and central synapses', in P.G. Waser (ed.) *Cholinergic Mechanisms*, New York: Raven Press, pp. 43—57.

Allen, G. and Tsukahara, N. (1974) 'Cerebrocerebellar communication systems', *Physiol Rev* 54: 957—1006.

Amsterdam, B. (1972) 'Mirror self image reactions before the age of two', *Dev Psychobiol* 5: 297—305.

Andy, O. J. and Stephan, H. (1968) 'The septum in the human brain', *J Comp Neurol* 133: 383—409.

Armstrong, D. M. (1968) *A Materialist Theory of the Mind*, London: Routledge & Kegan Paul.

Armstrong, D. M. (1981) *The Nature of Mind*, Ithaca, NY: Cornell University Press.

Ashton, E. H. (1981) 'Primate locomotion: some problems in analysis and interpretation', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 292: 77—87.

Bailey, P. and von Bonin, G. (1951) *The Isocortex of Man*, Urbana, Ill.: University of Illinois Press.

Bailey, P., von Bonin, G. and McCulloch, W. S. (1950) *The Isocortex of the Chimpanzee*, Urbana: the University of Illinois Press.

Baker, J. F., Petersen, S. E., Newsome, W. T. and Allman, J. M. (1981) 'Visual response properties of neurons in four extrastriate visual areas of the owl monkey (Aotus trivirgatus): a quantitative comparison of medial, dorsomedial, dorsolateral and middle temporal areas', *J Neurophysiol* 45: 397—416.

Bard, P. (1968) 'Postural coordination and locomotion and their central con-

trol', in V. B. Mountcastle (ed.) *Medical Physiology*, Saint Louis, MO, Mosby CV, pp. 1750—1770.

Barlow, H. B., Blakemore, C. and Pettigrew, J. D. (1967) 'The neural mechanism of binocular depth discrimination', *J Physiol* (London) 193: 327—342.

Barrow, J. D. and Tipler, F. J. (1986) *The Anthropic Cosmological Principle*, Oxford: Clarendon Press.

Basser, L. S. (1962) 'Hemiplegia of early onset and the faculty of speech with special reference to the effects of hemispherectomy', *Brain* 85: 427—460.

Baumgartner, G. (1986) 'Psychophysics and central processing', in A. Asbury, G. M. McKhann and W. I. McDonald (eds) *Diseases of the Nervous System: Clinical Neurobiology*, Vol. 2, London: Heinemann Medical Books, pp. 804—815.

Beloff, J. (1965) 'The identity hypothesis: a critique', in J. R. Smythies (ed.) *Brain and Mind*, New York: Humanities Press, pp. 35—61.

Bever, T. G. and Chiarello, R. J. (1974) 'Cerebral dominance in musicians and non-musicians', *Science* 185: 537—539.

Bishop, P. O. (1970) 'Cortical beginning of visual form and binocular depth perception', in F. O. Schmitt (ed.) *Neurosciences Research Study Program*, New York: Rockefeller University Press, pp. 471—485.

Bliss, T. V. P. and Lomø, T. (1973) 'Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path,' *J Physiol* (London) 232: 331—356.

Bordes, F. (1968) *The Old Stone Age*, London: Weidenfeld & Nicolson.

Brauer, G. (1984) 'A craniological approach to the origin of anatomically modern Homo sapiens in Africa and implications for the appearance of modern Europeans', in F. H. Smith and F. Spencer (eds) *The Origins of Modern Humans*, New York: Alan R. Liss, pp. 327—410.

Brinkman, C. and Porter, R. (1979) 'Supplementary motor area in the monkey: activity of neurons during performance of learned motor task', *J Neurophysiol* 42: 681—709.

Brinkman, C. and Porter, R. (1983) 'Supplementary motor and premotor areas of the cerebral cortex in the monkey: activity of neurons during performance of a learned movement task', in J. E. Desmedt (ed.) *Motor Control Mechanisms in Man*, New York: Raven Press, pp. 393—420.

Brodal, A. (1973) 'Self-observations and neuro-anatomical considerations after a stroke', *Brain* 96: 675—694.

Brodal, A. (1981) *Neurological Anatomy*, 3rd edn, New York/Oxford: Oxford University Press.

Brodmann, K. (1909) *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in der Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*, Leipzig: J. A. Barth.

Brodmann, K. (1912) 'Neue Ergebnisse über die vergleichende histologische Lokalisation der Grosshirnrinde', *Anat Anz* 41: 157—216.

Bronowski, J. and Bellugi, U. (1970) 'Language, name and concept', *Science* 168: 669—673.

Bronowski, J. and Bellugi, U. (1980) 'Language, name and concept', in T. A. Sebeok and D. J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 103—114.

Brooks, V. B. (1986) *The Neural Basis of Motor Control*, New York Oxford: Oxford University Press.

Brooks, V. B. and Thach, W. T. (1981) 'Cerebellar control of posture and movement', in *Handbook of physiology, The Nervous System*, vol. 2, Bethesda, MD: American Physiological Society, Chapter 18, pp. 877—946.

Brown, R. (1980) 'The first sentences of child and chimpanzee', in T. A. Sebeok and D. J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 85—101.

Bucy, P. C. (1935) 'A comparative cytoarchitectonic study of the motor and premotor areas of the primate cortex', *J Comp Neurol* 62: 293—311.

Bühler, K. (1934) *Sprachtheorie: die Darstellungsfunktion der Sprache*, Jena: Gustav Fischer.

Bush, G. L., Case, S. M., Wilson, A. C. and Patton, J. L. (1977) 'Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals', *Proc Natl Acad Sci* (USA) 72: 5061—5065.

Cann, R. L., Stoneking, M. and Wilson, A. C. (1987) 'Mitochondrial DNA and human evolution', *Nature* 325: 31—36.

Carson, H. L. (1975) 'The genetics of speciation at the diploid level', *Amer Nat* 109: 83—92.

Celesia, G. G. (1976) 'Organization of auditory cortical areas in man', *Brain* 99: 403—414.

Celesia, G. G., Broughton, R. J., Rasmussen, T. and Branch, C. (1968) 'Auditory evoked potentials from the exposed human cortex', *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 24: 458—466.

Chan, C. W. Y. (1983) 'Segmental versus suprasegmental contributions to long-latency stretch responses in man', *Adv Neurol* 39: 467—487.

Chan, C. W. Y., Melvill Jones, G., Kearney, R. E. and Watt, D. G. D. (1979a) 'The "late" electromyographic response to limb displacement in man. I. Evidence for supraspinal contribution', *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 46: 173—181.

Chan, C. W. Y., Melvill Jones, G. and Catchlove, R. F. H. (1979b) 'The "late" electromyographic response to limb displacement in man. II. Sensory origin', *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 46: 182—188.

Changeux, J.-P. (1985) *Neuronal Man. The Biology of Mind*, New York: Pantheon Books.

Chiarelli, B. (1985) 'Chromosomes and the origin of man', in P. V. Tobias (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*, New York: Alan R. Liss, pp. 397—400.

Chomsky, N. (1962) *Syntactic Structures*, S'Gravenhage, Mouton & Co.

Chomsky, N. (1967) 'The formal nature of language'. Appendix A of E. H. Lenneberg (ed.), *Biological Foundations of Language*, New York: Wiley, pp. 397—412.

Chomsky, N. (1968) *Language and the Mind*, New York: Harcourt Brace & World.

Chomsky, N. (1978) 'On the biological basis of language capacities', in G. A. Miller and E. Lenneberg (eds) *Psychology and Biology of Language and Thought*, New York: Academic Press, pp. 109—220.

Chomsky, N. (1980) 'Human language and other semiotic systems', in T. A. Sebeok and D. J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 429—440.

Clemente, D. C. and Chase, M. H. (1973) 'Neurological substrates of aggressive behaviour', *Annu Rev Physiol* 35: 329—356.

Coppens, Y. (1983) 'Les plus anciens fossiles d'hominides', in C. Chagas (ed.) *Recent Advances in the Evolution of Primates*, Vatican City: Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia 50, 1—9.

Cowey, A. (1981) 'Why are there so many visual areas?' in F. O. Schmitt, F. G. Worden, G. Adelman and S. G. Dennis (eds) *The Organization of the Cerebral Cortex*. Cambridge, Mass.: MIT Press, pp. 395—413.

Cowey, A. (1982) 'Sensory and non-sensory visual disorders in man and monkey', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 298: 3—13.

Cowey, A. L. and Weiskrantz, L. (1975) 'Demonstration of cross-modal matching in Rhesus monkeys, Macaca mulatta', *Neuropsychologia* 13: 117—120.

Creutzfeldt, O. D. (1979) 'Neurophysiological mechanisms and consciousness', *Ciba Found Symp* 69: 217—233.

Creutzfeldt, O. D. (1987) 'Inevitable deadlocks of the brain-mind discussion', in B. Guylas (ed.) *The Brain-Mind Problem*, Assen/Maastricht: Leuven University Press, Van Gorcum, pp. 3—27.

Curtiss, S. (1977) *Genie: A Psycholinguistic Study of a Modern-day 'Wild Child'*, New York: Academic Press.

Damasio, A. R. and Geschwind, N. (1984) 'The neural basis of language', *Annu Rev Neurosci* 7: 127—147.

Dart, R. A. (1925) 'Australopithecus Africanus, the man-ape of South Africa', *Nature* 115: 195.

Davenport, R. K. (1976) 'Cross-modal perception in apes', in Conference 'On Origins and Evolution of Language and Speech', *Ann NY Acad Sci* 280: 143—149.

Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford University Press.

Day, M. H. (1985) 'Hominid locomotion-from Taung to the Laetoli footprints', in P. V. Tobias (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*, New York: Alan R. Liss, pp. 115—127.

Day, M. H. and Napier, J. R. (1964) 'Fossil foot bones', *Nature* 201: 969—970.

Deecke, L. and Kornhuber, H. H. (1978) 'An electrical sign of participation

of the mesial "supplementary" motor cortex in human voluntary finger movement', *Brain Res* 159: 473—476.
Deevey, E. S. (1960) 'The human population', *Scientific American* 203 (3): 194—206.
Delgado, J. M. R. (1969) *Physical Control of the Mind*, New York: Harper & Row.
DeLong, M. R. and Georgopoulos, A. P. (1983) 'Motor functions of the basal ganglia', *Amer Physiol Soc Handbook* 21: 1017—1061.
Dennett, D. C. (1969) *Content and Consciousness*, London: Routledge & Kegan Paul.
Dennett, D. C. (1981) *Brainstorms*, Cambirdge, Mass.: MIT Press.
Denny-Brown, D. (1966) *The Cerebral Control of Movement*, Liverpool: Liverpool University Press.
Desmedt, J. E. and Robertson, D. (1977) 'Differential enhancement of early and late components of the cerebral somatosensory evoked potentials during forced-paced cognitive tasks in man', *J Phsiol* (London) 271: 761—782.
Dobzhansky, T. (1960) 'The present evolution of man', *Scientific American* 203 (3): 206—217.
Dobzhansky, T. (1967) *The Biology of Ultimate Concern*, New York: The New American Library.
Drake, R. E., Curtis, G. H., Cerling, T. E., Cerling, B. W. and Hampel, J. (1980) 'Tuff dating and geochronology of tuffaceous sediments in the Koobi-fora and Shungura formations, East Afirca', *Nature* 283: 368—372.
Eccles, J. C. (1970) *Facing Reality: Philosophical Adventures by a Brain Scientist*, New York: Springer-Verlag.
Eccles, J. C. (1979) *The Human Mystery*, Berlin/Heidelberg/New York: Springer.
Eccles, J. C. (1980) *The Human Psyche*, Berlin/Heidelberg/New York: Springer.
Eccles, J. C. (1981a) 'The modular operation of the cerebral neocortex considered as the material basis of mental events', *Neuroscience* 6: 1839—1856.
Eccles, J. C. (1981b) 'Language, thought and brain', *Epistemologia* [Special Issue] 4: 97—126.
Eccles, J. C. (1982a) 'Animal consciousness and human self-consciousness', *Experientia* 38: 1384—1391.
Eccles, J. C. (1982b) 'The initiation of voluntary movements by the supplementary motor area', *Arch Psychiatr Nervenkr* 231: 423—441.
Eccles, J. C. (1984) 'Physiological and pharmacological investigations on pain control', *Schweiz Mschr Zahnmed* 94: 1004—1013.
Eccles, J. C. (1986) 'Do mental events cause neural events analogously to the probability fields of quantum mechanics?' *Proc R Soc Lond* [Biol] 227: 411—428.

Eccles, J.C. (1987) 'Mammalian systems for storing and retrieving information', in C.D. Woody (ed.) *Cellular Mechanisms of Conditioning and Behavioral Plasticity*, New York: Plenum Press, pp. 289—302.

Eccles, J.C. (1989) 'The mind-brain problem revisited: the microsite hypothesis', in J.C. Eccles and O.D. Creutzfeldt (eds) *The Principles of Design and Operation of the Brain*, Vatican City: Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia.

Eldredge, N. and Gould, S.J. (1972) 'Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism', in T.J.M. Schopf (ed.) *Models of paleobiology*, San Francisco: Freeman, Cooper, pp. 82—115.

Ettlinger, G. and Blakemors, C.B. (1969) 'Cross-modal transfer set in the monkey', *Neuropsychologia* 7: 41—47.

Evarts, E.V. (1972) 'Contrasts between activity of precentral and postcentral neurons of cerebral cortex during movement in the monkey', *Brain Res* 40: 25—41.

Evarts, E.V. (1981) 'Role of motor cortex in voluntary movements in primates', in *Handbook of Physiology. The Nervous System*, vol. 2. Bethesda, MD: American Physiological Society, pp. 1083—1200.

Facchini, F. (1984) *Cammino dell' Evoluzione Umana*, Milan: Jaca Book.

Feigl, H. (1967) *The 'Mental' and the 'Physical'*, Minneapolis: University of Minnesota Press.

Feldman, M.L. (1984) 'Morphology of the neocortical pyramidal neuron', in A. Peters and E.G. Jones (eds) *Cerebral Cortex*, Vol. 1, New York: Plenum Press, pp. 123—200.

Flechsig, P. (1920) *Anatomie des Menschlichen Gehirns und Rückenmarks auf Myelogenetischen Grundlage*, Leipzig: Thieme.

Fleischhauer, K. (1974) 'On different patterns of dendritic bundling in the cerebral cortex of the cat', *J Anat Entwickl-Gesch* 143: 115—126.

Fouts, R.S. and Rigby, R.L. (1980) 'Man-chimpanzee communication', in T.A. Sebeok and D.J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 261—285.

Frahm, H.D., Stephan, H. and Stephan, M. (1982) 'Comparison of brain structure volumes in insectivora and primates. I. Neocortex', *J Hirnforsch* 23: 375—389.

Freund, H.J. and Hummelsheim, H. (1985) 'Lesions of premotor cortex in man', *Brain* 108: 697—733.

Friedman, D.P. and Jones, E.G. (1981) 'Thalamic input to areas 3a and 2 in monkeys', *J Neurophysiol* 45: 59—85.

Fulton, J.F. (1949) *The Physiology of the Nervous System*, New York: Oxford University Press.

Fuster, J.M. (1980) *The Prefrontal Cortex*, New York: Raven Press.

Gaffan, D. and Weiskrantz, L. (1980) 'Recency effects and lesion effects in delayed non-matching to randomly baited samples by monkeys', *Brain Res* 196: 373—386.

Gajdusek, D.C. (1973) 'Kuru in the New Guinea Highlands', in J. D.

Spillane (ed.) *Tropical Neurology*, New York: Oxford University Press, pp. 376—383.
Gallup, G. G. (1977) 'Self-recognition in primates', *Amer Psychol* 32: 329—338.
Gardner, R. A. and Gardner, B. T. (1980) 'Comparative psychology and language acquisition', in T. A. Sebeok and D. J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 287—330.
Gardner, B. T. and Gardner, R. A. (1985) 'Signs of intelligence in cross fostered chimpanzees', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 308: 159—176.
Geschwind, N. (1965) 'Disconnection syndromes in animal and man. Part 1', *Brain* 88: 237—294.
Geschwind, N. (1972) 'Language and the brain', *Scientific American* 226 (4): 76—83.
Geschwind, N. and Levitsky, W. (1968) 'Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region', *Science* 161: 186—187.
Gilbert, P. F. C. and Thach, W. T. (1977) 'Purkinje cell activity during motor learning', *Brain Res* 128: 309—328.
Gingerich, P. D. (1985) 'Nonlinear molecular clocks and ape-human divergence times', in P. V. Tobias (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*, New York: Alan R. Liss, pp. 411—416.
Goldman, P. S and Nauta, W. J. H. (1977) 'Columnar distribution of cortico-cortical fibres in the frontal association, limbic and motor cortex of the developing rhesus monkey', *Brain Res* 122: 393—413.
Goldschmidt, R. (1940) *The Material Basis of Evolution*, New Haven, Conn.: Yale University Press.
Gombrich, E. H. (1960) *Art and Illusion*, London: Phaidon Press.
Goodall, J. (1971) *In the Shadow of Man*, Boston, Mass.: Houghton Mifflin.
Goodall, J. (1986) *The Chimpanzees of Gombe. Patterns of Behavior*, Cambridge, Mass.: Belknap Press, Harvard University Press.
Gott, P. S. (1973) 'Cognitive abilities following right and left hemispherectomy', *Cortex* 9: 266—274.
Gould, S. J. (1977) *Ontogeny and Phylogeny*, Cambridge, Mass.: Belknap Press, Harvard University Press.
Gould, S. J. (1982) 'Is a new and general theory of evolution emerging?' in J. M. Smith (ed.) *Evolution Now, A Century After Darwin*, San Francisco: W. H. Freeman, pp. 129—145.
Granit, R. (1970) *The Basis of Motor Control*, New York: Academic Press.
Gray, E. G. (1982) 'Rehabilitating the dendritic spine', *TINS* 5: 5—6.
Griffin, D. R. (1976) *The Question of Animal Awareness*, New York: Rockefeller University Press.
Griffin, D. R. (1984) *Animal Thinking*, Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
Grillner, S. (1981) 'Control of locomotion in bipeds, tetrapods and fish', in V. B. Brooks (ed.) *Handbook of Physiology, Section 1, The Nervous*

System. *Motor Control*, Part 2, Bethesda, MD: American Physiological Society.

Gross, C.G. (1973) 'Visual functions of inferotemporal cortex', in R. Jung (ed.) *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. VII/3B, Berlin/Heidelberg/New York: Springer-Verlag, pp. 451—482.

Gross, C.G., Desimone, R., Albright, T.D. and Schwartz, E.L. (1985) 'Inferior temporal cortex and pattern recognition', in C. Chagas, R. Gattass and C. Gross (eds) *Pattern Recognition Mechanisms*, Vatican City: Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia 54, pp. 179—201.

Gruber, H.E. (1974) *Darwin on Man*, London: Wildwood House.

Gustafsson, B. and Wigström, H. (1986) 'Hippocampal long-lasting potentiation produced by pairing single volleys and brief conditioning tetani evoked in separate afferents', *J Neurosci* 6: 1575—1582.

Halliday, M.A.K. (1975) *Learning How to Mean*, New York: Elsevier.

Hamilton, C.R. (1977a) 'Investigations of perceptual and mnemonic lateralization in monkeys', in S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes and G. Krauthamer (eds) *Lateralization in the Nervous System*, New York: Academic Press, pp. 45—62.

Hamilton, C.R. (1977b) 'An assessment of hemispheric specialization in monkeys', *Ann NY Acad Sci* 299: 222—232.

Hamlyn, L.H. (1962) 'An electron microscope study of pyramidal neurons in the Ammon's horn of the rabbit', *J Anat* 97: 189—201.

Handler, P. (ed.) (1968) *Biology and the Future of Man*, New York: Oxford University Press, pp. 134—136.

Hawkes, J. (1965) *Prehistory in History of Mankind*. *Cultural and Scientific Development*, Vol. 1, Part 1, London: UNESCO, New English Library.

Hawkes, J. (1976) *The Atlas of Early Man*, London: Macmillan London.

Hayek, F.A. (1978) *The Three Sources of Human Values*, London: London School of Economics and Political Science.

Heath, R.G. (1954) *Studies in Schizophrenia*. *A Multidisciplinary Approach to Mind-Brain Relationship*, Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Heath, R.G. (1963) 'Electrical self-stimulation of the brain in man', *American Journal of Psychiatry* 120: 571—577.

Hebb, D.O. (1949) *The Organization of Behavior*, New York: Wiley.

Hebb, D.O. (1980) *Essay on Mind*, Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.

Hécaen, H. (1967) 'Brain mechanisms suggested by studies of parietal lobes', in C.H. Millikan and F.L. Darley (eds) *Brain Mechanisms Underlying Speech and Language*, New York/London: Grune & Stratton, pp. 146—166.

Hess, W.R. (1932) *Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes*. *I. Die Methodik der lokalisierten Reizung und Ausschaltung subkortikaler Hirnabschnitte*, Leipzig: Georg Thieme.

Hill, J.H. (1980) 'Apes and language', in T.A. Sebeok and D.J. Umiker-

Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 331—352.

Hökfelt, T., Ljungdahl, A., Terenius, L., Elde, R. and Nilsson, G. (1977) 'Immunohistochemical analysis of peptide pathways possibly related to pain and analgesia: enkephalin and substance P', *Proc Natl Acad Sci* (USA) 74: 3081—3085.

Holloway, R.L. (1968) 'The evolution of the primate brain: some aspects of quantitative relations', *Brain Res* 7: 121—172.

Holloway, R. L. (1974) 'The casts of fossil hominid brains', *Scientific American* 231 (1): 106—115.

Holloway, R. L. (1983) 'Human paleontological evidence relevant to language behavior', *Hum Neurobiol* 2: 105—114.

Howells, W.W. (1966) 'Homo erectus', *Scientific American* 215 (5): 46—53.

Hubbard, J.I. (1973) 'Microphysiology of vertebrate neuromuscular transmission', *Physiol Rev* 53: 674—723.

Hubel, D.H. (1982) 'Evolution of ideas on the primary visual cortex, 1955—1978; A biased historical account' (Nobel Lecture), *Biosci Rep* 2 (7): 435—469.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1962) 'Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex', *J Physiol* (London) 160: 106—154.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1963) 'Shape and arrangement of columns in the cat's striate cortex', *J Physiol* (London) 165: 559—568.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1965) 'Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat', *J Neurophysiol* 28: 229—289.

Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. (1970) 'Stereoscopic vision in macaque monkey: cells sensitive to binocular depth in area 18 of the macaque monkey cortex,' *Nature* 225: 41—42.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1974) 'Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex', *J Comp Neurol* 158: 267—294.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1977) 'Functional architecture of the macaque monkey visual cortex', *Proc R Soc Lond* [Biol] 198: 1—59.

Iles, J.F. (1977) 'Responses in human pretibial muscles to sudden stretch and to nerve stimulation', *Exp Brain Res* 30: 541—570.

Imig, T.J. and Morel, A (1983) 'Organization of the thalamocortical auditory system in the cat', *Annu Rev Neurosci* 6: 90—120.

Ingvar, D.H. (1983) 'Serial aspects of language and speech related to prefrontal cortical activity. A selective review', *Hum Neurobiol* 2: 177—189.

Ingvar, D.H. (1985) 'Memory of the future: an essay on the temporal organization of conscious awareness', *Hum Neurobiol* 4: 127—136.

Isaac, C. (1978) 'Food-sharing behavior of protohuman hominids',

Scientific American 238 (4): 90—180.
Isaacson, R.L. (1974) *The Limbic System*, New York: Plenum Press.
Ito, M. (1984) *The Cerebellum and Neural Control*, New York: Raven Press.
Ito, M. (1986) 'Long-term depression as a memory process in the cerebellum', *Neurosci Res* 3: 531—539.
Ito, M. and Kano, M. (1982) 'Long-lasting depression of parallel fibre—Purkinje cell transmission induced by conjunctive stimulation of parallel fibres and climbing fibres in the cerebellar cortex', *Neurosci Lett* 33: 253—258.
Jack, J.J.B., Redman, S.J. and Wong, K. (1981a) 'The components of synaptic potentials evoked in cat spinal motoneurones by impulses in single group Ia afferents', *J Physiol* (London) 321: 65—96.
Jack, J.J.B., Redman, S.J. and Wong, K. (1981b) 'Modifications to synaptic transmission at Group Ia synapses on cat spinal motoneurones by 4-aminopyridine', *J Physiol* (London) 321: 111—126.
Jarvis, M.J. and Ettlinger, G. (1977) 'Cross-modal recognition in chimpanzees and monkeys', *Neuropsychologia* 15: 499—506.
Jelinék, A.J. (1982) 'The Tabun cave and Paleolithic man in the Levant', *Science* 216: 1369—1375.
Jelinék, J. (1985) 'The European, Near East and North African finds after Australopithecus and the principal consequences for the picture of human evolution', in P.V. Tobias (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*, New York: Alan R. Liss, pp. 341—354.
Jennings, H.S. (1930) *The Biological Basis of Human Nature*, New York: W.W. Norton.
Jerison, H.J. (1973) *Evolution of the Brain and Intelligence*, New York: Academic Press.
Jerison, H.J. (1985) 'Animal intelligence and encephalization', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 308: 21—35.
Johanson, D.C. (1985) 'The most primitive Australopithecus', in P.V. Tobias (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*, New York: Alan R. Liss, pp. 203—212.
Johanson, D.C. and White, T.D. (1979) 'A systematic assessment of early African hominids', *Science* 202: 321—330.
Jones, E.G. (1983) 'The nature of the afferent pathways conveying short-latency inputs to primate motor cortex', *Adv Neurol* 39: 263—285.
Jones, E.G. and Powell, T.P.S. (1970) 'An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey', *Brain* 93: 793—820.
Jung, R. (1974) 'Neuropsychologie und neurophysiologie des Kontur-nud Formschen in Zeichung und Malerei', in H.H. Wieck (ed.) *Psychopathologie Mimischer Gestalstungen*, Stuttgart: F.K. Schattauer, pp. 29—88.
Jung, R. (1978) 'Perception, consciousness and visual attention', in P.

Buser and A. Rougeul-Buser (eds) *Cerebral Correlates of Conscious Experience*, Amsterdam: North Holland, pp. 15—36.

Kandel, E.K. and Schwartz, J.H. (1982) 'Molecular biology of learning: modulation of transmitter release', *Science* 218: 433—443.

Kandel, E.R., Klein, M., Hochner, B., Shuster, M., Siegelbaum, S.A., Hawkins, R.D., Glanzum, D.L., Castellucci, V.F. and Abrams, T. W. (1987) 'Synaptic modulation and learning: new insights into synaptic transmission from the study of behavior', in G.M. Edelman, W.E. Gall and W.M. Cowan (eds) *Synaptic Function*, New York: Wiley, A Neuroscience Institute Publication, pp. 471—518.

Kellogg, W.N. and Kellogg, L.A. (1933) *The Ape and the Child*, New York: McGraw-Hill.

Kelly, R.B., Deutsch, J.W., Carlson, S.S. and Wagner, J.A. (1979) 'Biochemistry of neurotransmitter release', *Annu Rev Neurosci* 2: 399—446.

Kety, S.S. (1970) 'The biogenic amines in the central nervous system: their possible roles in arousal, emotion and learning', in F.O. Schmitt (ed.) *The Neurosciences*, New York: Rockefeller University Press, pp. 324—336.

Kety, S.S. (1972) 'Norepinephrine in the central nervous system and its correlations with behavior', in A.G. Karczmar and J.C. Eccles (eds) *Brain and Behavior*, New York: Springer-Verlag, pp. 115—128.

Kimura, D. (1967) 'Functional asymmetry of the brain in dichotic listening', *Cortex* 3: 167—178.

Kimura, D. (1973) 'The asymmetry of the human brain', *Scientific American* 228 (3): 70—78.

Klopper, A. (1974) 'The hormones of the placenta and their role in the onset of labour', in R.O. Greep (ed.) *MTP Intl Rev Sci Physiol (Series one)*, *Vol. 8*, *Reproductive Physiology*, London: Butterworths, pp. 180—201.

Korn, H. and Faber, D.S. (1987) 'Regulation and significance of probabilistic release mechanisms at central synapses', in G.M. Edelman, W.E. Gall and W.M. Cowan (eds) *Synaptic Function*, New York: Wiley, A Neurosciences Institute Publication, pp. 57—180.

Kornhuber, H.H. (1973) 'Neural control of input into long-term memory. Limbic system and amnestic syndrome in man', in H.P. Zippel (ed.) *Memory and Transfer of Information*, New York: Plenum Press, pp. 1—22.

Kummer, H. and Goodall, J. (1985) 'Condition of immovative behavior in primates' *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 308: 203—214.

Lack, D. (1961) *Evolutionary Theory and Christian Belief. The Unresolved Conflict*, London: Methuen.

Landgren, S., Silfvenius, H. and Olsson, K.A. (1984) 'The sensorimotor integration in area 3a of the cat', *Exp Brain Res* [Suppl] 9: 359—375.

Langer, S.K. (1951) *Philosophy in a New Key*, Cambridge, Mass.: Harvard

University Press.
Leakey, M. D. (1981) 'Tracks and tools', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 292: 95—102.
Leakey, M. D. and Hay, R. L. (1979) 'Pliocene footprints in the Laetolil beds of Laetoli, Northern Tanzania', *Nature* 278: 317—323.
Leakey, R.E. and Lewin, R. (1977) *Origins*, New York: E.P. Dutton.
Lee, K.S. (1983) 'Sustained modification of neuronal activity in the hippocampus and cerebral cortex', in W. Seifert (ed.) *Molecular, Cellular and Behavioral Neurobiology of the Hippocampus*, New York: Academic Press, pp. 265—272.
Lee, R.G., Murphy, J.T. and Tatton, W.G. (1983) 'Long-latency myotatic reflexes in man: mechanisms, functional significance and changes in patients with Parkinson's disease or hemiplegia', *Adv Neurol* 39: 489—508.
Le Gros Clark, F. (1964) *The Fossil Evidence for Human Evolution*, Chicago: University of Chicago Press.
LeMay, M. and Geschwind, N. (1975) 'Hemisphere differences in the brain of great apes', *Brain Behav Evol* 11: 48—52.
Lenneberg, E. H. (1967) *Biological Foundations of Language*, New York: Wiley.
Lenneberg, E.H. (1969) 'On explaining language', *Science* 164: 635—643.
Lenneberg, E.H. (1975) 'A neuropsychological comparison between man, chimpanzee and monkey', *Neuropsychologia* 13: 125.
Lenneberg, E.H. (1980) 'A word between us', in T.A. Sebeok and D.J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 71—81.
Levy, J. (1974) 'Psychological implications of bilateral asymmetry', in S.J. Dimond and J.G. Beaumont (eds) *Hemisphere Function in the Human Brain*, New York: Wiley, pp. 121—183.
Levy, J. (1977) 'The mammalian brain and the adaptive advantage of cerebral asymmetry', *Ann NY Acad Sci* 299: 264—272.
Levy, J. (1978) 'Lateral differences in the human brain in cognition and behavioural control', in P. Buser and A. Rougeul-Buser (eds) *Cerebral Correlates of Conscious Experience*, Amsterdam: North Holland, pp. 285—298.
Levy-Agresti, J. and Sperry, R.W. (1968) 'Differential perceptual capacities in major and minor hemispheres', *Proc Natl Acad Sci* (USA) 61: 1151.
Lieberman, P. (1975) *On the Origins of Language*, New York: Macmillan.
Liggins, G.C., Forster, C.S., Grieves, S.A. and Schwartz, A.L. (1977) 'Control of parturition in man', *Biol Reprod* 16: 39—56.
Liggins, G.C., Kennedy, P.C. and Holm, L.W. (1967) 'Failure of initiation of parturition after electrocoagulation of the pituitary of the fetal lamb', *Amer J Obst Gynecol* 98: 1080—1086.
Limber, J. (1980) 'Language in child and chimp', in T.A. Sebeok and D.J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp.

197—220.
Lord, A.B. (1960) *The Singer of Tales*, Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
Lorenz, K. (1971) *Studies in Animal and Human Behavior*, vol.2, London: Methuen.
Lorenz, K. (1977) *Behind the Mirror*, London: Methuen.
Lovejoy, C.O. (1981) 'The origin of man', *Science* 211: 341—350.
Lovell, B. (1978) *In the Center of Immensities*, New York: Harper & Row.
Lumley, H. de (1969) 'A paleolithic camp at Nice', *Scientific American* 220 (5): 42—50.
Lynch, G. and Baudry, M. (1984) 'The biochemical intermediates in memory formation: a new and specific hypothesis', *Science* 224: 1057—1063.
McDougall, W. (1911) *Body and Mind*, London: Methuen.
McGeer, P.L., Eccles, J.C. and McGeer, E. (1987) *The Molecular Neurobiology of the Mammalian Brain*, 2nd edn, New York: Plenum Press.
MacLean, P.D. (1966) 'Studies on the cortical representation of certain basic sexual functions', in R.A. Gorski and R.E. Whalen (eds) *Brain and Behavior*, vol. 3, Berkeley, CA: University of California Press, pp. 35—79.
MacLean, P.D. (1970) 'The triune brain, emotion, and scientific bias', in F.O. Schmitt (ed.) *The Neurosciences, Second Study Program*, New York: The Rockefeller University Press, pp. 336—349.
MacLean, P.D. (1982) 'Evolution of the psychoencephalon', *Zygon* 17: 187—211.
McNeill, D. (1980) 'Sentence structure in chimpanzee communication', in T.A. Sebeok and D.J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 145—160.
Maendly, R., Ruegg, D., Wiesendanger, M., Wiesendanger, R., Lagouska, J. and Hess, B. (1981) 'Thalamic relay for group 1 muscle afferents of forelimb nerves in the monkey', *J Neurophysiol* 46: 901—917.
Margenau, H. (1984) *The Miracle of Existence*, Woodbridge, Conn.: Ox Bow Press.
Mark, V.H. and Ervin, F.R. (1970) *Violence and the Brain*, New York: Harper & Row.
Marr, D. (1970) 'A theory for cerebral neocortex', *Proc R Soc Lond* [Biol] 176: 161—234.
Marsden, C.D., Merton, P.A., Morton, H.B., Adam, J.E.R. and Hallett, M. (1978a) 'Automatic and voluntary responses to muscle stretch in man', *Prog Clin Neurophysiol* 4: 167—177.
Marsden, C.D., Merton, P.A., Morton, H.B. and Adam, J. (1978b) 'The effect of lesions of the central nervous system on long-latency stretch reflexes in the human thumb', *Prog Clin Neurophysiol* 4: 344—341.
Marsden, C.D., Rothwell, J.C. and Day, B.L. (1983) 'Long-latency automatic responses to muscle stretch in man: origin and function', *Adv*

Neurol 39: 509—539.

Marshack, A. (1985) *Hierarchical Evolution of the Human Capacity: The paleolithic evidence. 54th James Arthur Lecture on The Evolution of the Human Brain, 1984*, New York: American Museum of Natural History.

Matano, S., Baron, G., Stephan, H. and Frahm, H. D. (1985a) 'Volume comparisons in the cerebellar complex of primates. II. Cerebellar nuclei', *Folia Primatolog* 44: 182—203.

Matano, S., Stephan, H. and Baron, G. (1985b) 'Volume comparisons in the cerebellar complex of primates. I. Ventral pons', *Folia Primatolog* 44: 171—181.

Matthews, P. B. C. (1981) 'Evolving views on the internal operation and functional role of the muscle spindle', *J Physiol* (Lond) 320: 1—30.

Mauss, T. (1911) 'Die Faserarchitektonische Gliederung des Cortex cerebri der anthropomorphen Affen', *J Psych Neurol* 18: 410—467.

Mayer, M. L. and Westbrook, G. L. (1985) 'Divalent cation permeability of N-methyl-D-aspartate channels', *Soc Neurosci Abstr* 11: 785.

Mayr, E. (1963) *Animal Species and Evolution*, Boston, Mass.: Belknap Press, Harvard University Press.

Mayr, E. (1973) 'Descent of man and sexual selection', in *L'Origine dell' Uomo*, Rome: Accademia Nazionale dei Lincei, pp. 33—61.

Mayr, E. (1982) *The Growth of Biological Thought, Diversity, Evolution and Intelligence*, Cambridge, Mass.: Belknap Press, Harvard University Press.

Meller, K. and Tetzlaff, W. (1975) 'Neuronal migration during the early development of the cerebral cortex: A scanning electron microscopic study', *Cell Tissue Res* 163: 313—325.

Melvill Jones, G. and Watt, D. G. D. (1971a) 'Observations on the control of stepping and hopping movements in man', *J Physiol* (London) 219: 709—727.

Melvill Jones, G. and Watt, D. G. D. (1971b) 'Muscular control of landing from unexpected falls in man', *J Physiol* (London) 219: 729—737.

Menzel, W. W. (1984) 'Spatial organization and memory in captive chimpanzees', in P. Marler and H. S. Terrace (eds) *The Biology of Learning*, Berlin/Heidelberg/New York: Springer-Verlag, pp. 509—531.

Merzenich, M. M. and Brugge, J. F. (1973) 'Representation of the cochlear partition on the superior temporal plane of the macaque monkey', *Brain Res* 50: 275—296.

Milner, B. (1966) 'Amnesia following operation on the temporal lobes', in C. W. M. Whitty and O. L. Zangwill (eds) *Amnesia*, London: Butterworths, pp. 109—133.

Milner, B. (1968) 'Visual recognition and recall after right temporal-lobe excision in man', *Neuropsychologia* 6: 191—209.

Milner, B. (1972) 'Disorders of learning and memory after temporal-lobe lesions in man', *Clin Neurosurg* 19: 421—446.

Milner, B. (1974) 'Hemispheric specialization: its scope and limits', in F.

O. Schmitt and Worden, F.G. (eds) *The Neurosciences. 3rd Study Program*, Cambridge, Mass.: MIT Press, pp. 75—89.

Milner, B. and Taylor, L. (1972) 'Right hemisphere superiority in tactile pattern recognition after cerebral commissurotomy: evidence for nonverbal memory', *Neuropsychologia* 10: 1—15.

Monaghan, D. T. and Cotman, C. W. (1985) 'Distribution of N-methyl-D-aspartate-sensitive L[^{3}H] glutamate binding sites in rat brain', *J Neurosci* 5: 2909—2919.

Monod, J. (1971) *Chance and Necessity*, New York: Knopf.

Monod, J. (1975) 'The analysis of scientific method and the logic of scientific discovery', in H. A. Krebs and J. H. Shelley (eds) *The Creative Process in Science and Medicine*, Amsterdam: Excerpta Medica, pp. 3—7, 52.

Mountcastle, V. B. (1978) 'An organizing principle for cerebral function. The unit module and the distributed system', in F. O. Schmitt (ed.) *The Mindful Brain*, Cambridge, Mass.: MIT Press, pp. 7—50.

Mountcastle, V. B., Lynch, J. C., Georgopoulos, A., Sakata, H. and Acuna, C. (1975) 'Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operation within extrapersonal space', *J Neurophysiol* 38: 871—908.

Mountcastle, V. B., Motter, B. C., Steinmetz, M. A. and Duffy, C. J. (1984) 'Looking and seeing: the visual functions of the parietal lobe', in G. M. Edelman, W. E. Gall and W. M. Cowan (eds) *Dynamic Aspects of Neocortical Function*, New York: Wiley, pp. 159—193.

Myers, R. E. (1961) 'Corpus callosum and visual gnosis', in J. F. Delafresnaye (ed.) *Brain Mechanisms and Learning*, Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 481—505.

Napier, J. (1962a) 'Fossil hand bones from Olduvai Gorge', *Nature* 196: 409—411.

Napier, J. (1962b) 'The evolution of the hand', *Scientific American* 207 (6): 56—62.

Napier, J. (1967) 'The antiquity of human walking', *Scientific American* 216 (4): 56—66.

Nashner, L. M. (1981) 'Analysis of stance posture in humans', in A. L. Towe and E. S. Luschei (eds) *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 5, New York: Plenum Press, pp. 527—565.

Nashner, L. M. (1985) 'Strategies for organization of human posture', in M. Igarashi and F. O. Black (eds) *Vestibular and Visual Control on Posture and Locomotor Equilibrium*, New York and Basel: Karger, pp. 1—8.

Nathan, P. W. and Smith, M. C. (1955) 'Long descending tracts in man. Review of present knowledge', *Brain* 78: 248—303.

Nathanielsz, P. W. (1978) 'Endocrine mechanisms of parturition', *Annu Rev Physiol* 46: 411—445.

Ogden, J. A. (1988) 'Language and memory functions after long recovery periods in left-hemispherectomized subjects', *Neuropsychologia* 26: 645—659.

Ojemann, G. E. and Creutzfeldt, O. D. (1987) 'Language in humans and animals: contribution of brain stimulation and recording', in V. B. Mountcastle, F. Blum and S. R. Geiger (eds) *Handbook of Physiology, 1 . The Nervous System, Vol. 5 , Part 2 , The Higher Functions of the Brain*, Bethesda, MD: American Physiological Society, pp. 675—699.

Olds, J. and Milner, P. (1954) 'Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain', *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 47: 419—427.

Olton, D. S. (1983) 'Memory functions and the hippocampus', in W. Seifert (ed.) *Molecular, Cellular and Behavioral Neurobiology of the Hippocampus*, New York: Academic Press, pp. 335—373.

Papoušek, M., Papoušek, H. and Bornstein, M. (1985) 'The naturalistic vocal environment of young infants: on the significance of homogeneity and variability in parental speech', in T. M. Field and N. Fox (eds) *Social Perception in Infants*, Norwood, NJ: Allen Publishing Corp, pp. 269—297.

Passingham, R. E. and Ettlinger, G. (1974) 'A comparison of cortical functions in man and other primates, *Int Rev Neurobiol* 16: 233—299.

Penfield, W. (1975) *The Mystery of the Mind*, Princeton NJ: Princeton University Press.

Penfield, W. and Jasper, H. (1954) *Epilepsy and the Functional Anatomy of the Human Brain*, Boston, Mass.: Little, Brown.

Penfield, W. and Roberts, L. (1959) *Speech and Brain-Mechanisms*, Princeton, NJ: Princeton University Press.

Peters, A. and Kara, D. A. (1987) 'The neuronal composition of area 17 of rat visual cortex, iv. The organization of pyramidal cells. *J Comp Neurol* 260: 573—590.

Pfaff, D. W. (1980) *Estrogens and Brain Function*, New York: Springer-Verlag.

Phillips, C. G. (1969) 'Motor apparatus of the baboon hand', *Proc R Soc Lond* [Biol] 173: 141—174.

Phillips, C. G. (1971) 'Evolution of the corticospinal tract in primates with special reference to the hand', *Proc 3rd Intl Congr Primates, Zurich 1970* vol. 2, Basel: Karger, pp. 2—23.

Phillips, C. G. and Porter, R. (1977) *Corticospinal Neurones. Their Role in Movement*, London/New York: Academic Press.

Phillips, C. G., Powell, T. P. S. and Wiesendanger, M. (1971) 'Projection from low threshold muscle afferents of hand and forearm to area 3a of baboon's cortex', *J Physiol* (London) 217: 419—446.

Pickford, M. (1985) 'Kenyapithecus: a review of its status based on newly discovered fossils from Kenya', in P. V. Tobias (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*, New York: Alan R. Liss, pp. 107—112.

Pilbeam, D. (1972) *The Ascent of Man*, New York: Macmillan.

Pilbeam, D. (1983) 'Hominoid evolution and hominid origins', in C. Chagas (ed.) *Recent Advances in the Evolution of Primates*, Vatican City: Pon-

tificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia 50, pp. 43—61.
Poggio, G. F. (1984) 'Processing of stereoscopic information in primate visual cortex', in G. M. Edelman, W. E. Gall and W. M. Cowan (eds) *Dynamic Aspects of Neocortical Function*, New York: Wiley, pp. 613—635.
Poggio, G. F. and Fischer, B. (1977) 'Binocular interaction and depth sensitivity of striate and prestriate cortical neurons of the behaving rhesus monkey', *J Neurophysiol* 40: 1392—1405.
Poggio, G. F. and Poggio, T. (1984) 'The analysis of stereopsis', *Annu Rev Neurosci 7* : 379—412.
Polkinghorne, J. (1986) *One World: The Interaction of Science and Theology*, London: SPCK.
Popper, K. R. (1972) *Objective Knowledge. An Evolutionary Approach*, Oxford: Clarendon Press.
Popper, K. R. (1975) 'The analysis of scientific method and the logic of scientific discovery', in H. A. Krebs, and J. H. Shelley (eds) *The Creative Process in Science and Medicine*, Amsterdam: Excerpta Medica, pp. 17—19.
Popper, K. R. (1977) Part I of K. R. Popper and J. C. Eccles, *The Self and its Brain*, Berlin/Heidelberg/London/New York: Springer-Verlag.
Popper, K. R. (1981) 'The Place of Mind in Nature', Nobel Conference, St Peter, Minn.: Gustafus Adolphus College.
Popper, K. R. (1982) *The Open Universe: An Argument for Indeterminism*, London: Hutchinson.
Popper, K. R. (1987) 'Natural selection and the emergence of mind', in: G. Radnitzky and W. W. Bartley (eds) *Evolutionary Epistemology. Theory of Rationality and the Sociology of Knowledge*, La Salle: Open Court, pp. 139—155.
Popper, K. R. (1988) 'A new interpretation of Darwinism. The First Medawar Lecture', *Proc R Soc Lond* [Biol] (in press).
Popper, K. R. and Eccles, J. C. (1977) *The Self and Its Brain* Berlin/Heidelberg/London/New York: Springer-Verlag International.
Powell, T. P. S. and Mountcastle, V. B. (1959) 'Some aspects of the functional organization of the cortex of the postcentral gyrus of the monkey: a correlation of findings obtained in a single unit analysis with cytoarchitecture', *Bull Johns Hopkins Hosp* 105: 133—162.
Premack, A. J. and Premack, D. (1972) 'Teaching language to an ape', *Scientific American* 227(4): 92—99.
Premack, D. (1976) *Intelligence in Ape and Man*, Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
Pugh, G. E. (1978) *The Biological Origin of Human Values*, London: Routledge & Kegan Paul.
Rakic, P. (1972) 'Mode of cell migration to the superficial layers of fetal monkey neocortex', *J Comp Neurol* 145: 61—84.
Rightmire, G. P. (1984) 'Homo sapiens in sub-Sahara, Africa', in F. H. Smith and F. Spencer (eds) *The Origins of Modern Humans*, New York:

Alan R. Liss, pp. 295—325.
Roberts, G.W., Woodhams, P.L., Polak, J.M. and Crow, T.J. (1982) 'Distribution of neuropeptides in the limbic system of the rat: the amygdaloid complex', *Neuroscience* 7: 99—131.
Roland, P.E. (1981) 'Somatotopical tuning of postcentral gyrus during focal attention in man', *J Neurophysiol* 46: 744—754.
Roland, P.E. (1985) 'Cortical activity in man during discrimination of extrinsic patterns and retrieval of intrinsic patterns', in C. Chagas, R. Gattass and C. Gross (eds) *Pattern Recognition Mechanisms*, Vatican City: Pontificiae Academias Scientiarum Scripta Varia 54, pp. 215—246.
Roland, P.E. and Friberg, L. (1985) 'Localization of cortical areas by thinking', *J Neurophysiol* 53: 1219—1243.
Roland, P.E. and Larsen, B. (1976) 'Focal increase of cerebral blood flow during stereognostic testing in man', *Arch Neurol* 33: 551—558.
Roland, P.E. and Skinhøj, E. (1981) 'Extrastriate cortical areas activated during visual stimulation in man', *Brain Res* 222: 166—171.
Roland, P.E., Larsen, B., Lassen, N.A. and Skinhøj, E. (1980) 'Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man', *J Neurophysiol* 43: 118—136.
Roland, P.E., Skinhøj, E. and Lassen, N.A. (1981) 'Focal activation of human cerebral cortex during auditory discrimination', *J Neurophysiol* 45: 1139—1151.
Rubens, A.B. (1977) 'Anatomical asymmetries of the human cerebral cortex', in S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes and G. Krauthamer (eds) *Lateralization in the Nervous System*, New York: Academic Press, pp. 503—516.
Rumbaugh, D.M. (1980) 'Language behavior of apes', in T.A. Sebeok and D.J. Umiker-Sebeok (eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 231—259.
Ryle, G. (1949) *The Concept of Mind*, London: Hutchinson's University Library.
Sakurai, M. (1987) 'Synaptic modifiability of parallel fibre-Purkinje cell transmission in in vitro guinea-pig cerebellar slices', *J Physiol* (London) 349: 463—480.
Sarich, V.M. and Cronin, J.E. (1977) 'Molecular systematics of the primates', in M. Goodman and R.E. Tashan (eds) *Molecular Anthropology*, New York: Plenum Press, pp. 141—170.
Sasaki, K. and Gemba, H. (1982) 'Development and change of cortical field potentials during learning processes of visually initiated hand movements in the monkey', *Exp Brain Res* 48: 429—437.
Savage-Rumbaugh, E.S., Sevcik, R.A., Rumbaugh, D.M. and Rubert, E. (1985) 'The capacity of animals to acquire language: do species differences have anything to say to us?' *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 308: 177—185.

Schultz, A. H. (1968) 'The recent hominoid primates', in S. L. Washburn and P. C. Jay (eds) *Perspectives on Human Evolution*, vol. 1, New York: Holt, Rinehart & Winston.

Searle, J. (1984) *Minds, Brains and Science*, London: British Broadcasting Corporation.

Sebeok, T. A. and Umiker-Sebeok, D. J. (1980) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press.

Shankweiler, D. P. (1966) 'Effects of temporal-lobe damage on perception of dichotically presented melodies', *J Comp and Physiol Psychol* 62: 115—119.

Sherrington, C. S. (1940) *Man on His Nature*, Cambridge: Cambridge University Press.

Simons, E. L. (1972) *Primate Evolution*, New York: Macmillan.

Simons, E. L. (1977) 'Ramapithecus', *Scientific American* 236 (5): 28—35.

Simons, E. L. (1981) 'Man's immediate prerunners', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 292: 21—41.

Simons, E. L. (1983) 'Recent advances in knowledge of the earliest of the Egyptian oligocene, including the most recent known presumed ancestors of man', in C. Chagas (ed.) *Recent Advances in the Evolution of Primates*, Vatican City: Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia 50, pp. 11—27.

Simons, E. L. (1985) 'African origin, characteristics and context of earliest higher primates', in P. V. Tobias (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*, New York: Alan R. Liss, pp. 101—106.

Simpson, G. G. (1964) *This View of Life: the World of an Evolutionist*, New York: Harcourt, Brace & World.

Smith, F. H. (1984) 'Fossil hominids from the Upper Pleistocene of central Europe and the origin of modern Europeans', in F. H. Smith and F. Spencer (eds) *The Origin of Modern Humans*, New York: Alan R. Liss, pp. 137—209.

Solecki, R. S. (1971) *Shanidar*, New York: Knopf.

Solecki, R. S. (1977) 'The implications of the Shanidar Cave Neanderthal flower burial', *Ann NY Acad Sci* 293: 114—124.

Sperry, R. W. (1974) 'Lateral specialization in the surgically separated hemispheres', in F. O. Schmitt and F. G. Worden (eds) *The Neurosciences. 3rd Study Program*, Cambridge, Mass.: MIT Press, pp. 5—19.

Sperry, R. (1982) 'Some effects of disconnecting the cerebral hemispheres', *Science* 217: 1223—1226.

Sperry, R. (1983) *Science and Moral Priority*, New York: Columbia University Press.

Sperry, R. W., Gazzaniga, M. S. and Bogen, J. E. (1969) 'Interhemispheric relationships: the neocortical commissures; syndromes of hemisphere disconnection', in P. J. Vinken and G. W. Bruyn (eds) *Handbook of Clinical Neurology*, New York: Wiley, pp. 273—290.

Sperry, R. W., Zaidel, E. and Zaidel, D. (1978) 'Self-recognition and so-

cial awareness in the deconnected minor hemisphere', *Neuropsychologia* 17: 153—166.

Squire, L.R. (1982) 'The neuropsychology of human memory', *Annu Rev Neurosci* 5: 241—273.

Squire, L.R. (1983) 'The hippocampus and the neuropsychology of memory', in W. Seifert (ed.) *Molecular, Cellular, and Behavioral Neurobiology of the Hippocampus*, New York: Academic Press, pp. 491—507.

Stebbins, G.L. (1982) *Darwin to DNA, Molecules to Humanity*, New York: Freeman.

Stent, G.S. (1981) 'Strength and weakness of the genetic approach to the development of the nervous system', *Annu Rev Neurosci* 4: 163—194.

Stephan, H. (1975) 'Allocortex', in *Handbook der mikroscopische Anatomie des Menschen*. 4: 119. Heidelberg: Bergams, Springer.

Stephan, H. (1983) 'Evolutionary trends in limbic structures', *Neurosci Biobehav Rev* 7: 367—374.

Stephan, H. and Andy, O.J. (1969) 'Quantitative comparative neuroanatomy of primates: an attempt at phylogenetic interpretation', *Ann NY Acad Sci* 167: 370—387.

Stephan, H. and Andy, O.J. (1977) 'Quantitative comparison of the amygdala in insectivores and primates', *Acta Anat* 98: 130—153.

Stephan, H., Baron, G. and Frahm, H.D. (1987, 1988) personal communications.

Strausfeld, N.J. (1976) *Atlas of an Insect Brain*, Berlin/Heidelberg/New York: Springer-Verlag.

Strawson, P. (1959) *Individuals*, London: Methuen.

Stringer, C.B., Hablow, J.S. and Vandermeersch, B. (1984) 'Origin of anatomically modern humans in Western Europe', in F.H. Smith and F. Spencer (eds) *The Origins of Modern Humans*, New York: Alan R. Liss, pp. 57—135.

Szentágothai, J. (1970) 'Les circuits neuronaux de l'ecorce cérébrale', *Bull Acad Roy Med Belg VII*, X: 475—492.

Szentágothai, J. (1978) 'The neuron network of the cerebral cortex: A functional interpretation', *Proc R Soc Lond* [Biol] 201: 219—248.

Szentágothai, J. (1983) 'The modular architectonic principle of neural centers', *Rev Physiol Biochem Pharmacol* 98: 11—61.

Teilhard de Chardin, P. (1959) *The Phenomenon of Man*, New York: Harper.

Terrace, H.S. (1985) 'Animal cognition: thinking without language', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 308: 113—128.

Terrace, H.S. and Bever, T.G. (1980) 'What might be learned from studying language in the chimpanzee? The importance of symbolizing oneself', in T.A. Sebeok and D.J. Umiker-Sebeok(eds) *Speaking of Apes*, New York: Plenum Press, pp. 179—189.

Teuber, H.L. (1967) 'Lacunae and research approaches to them', in C.H. Millikan and F.L. Darley (eds) *Brain Mechanisms Underlying Speech*

and Language, New York/London: Grune & Stratton, pp. 204—216.
Thorburn, G.D., Nicol, D.H., Bassett, J.M. Schutt, J.M. and Cox, R.I. (1972) 'Parturition in the goat and sheep. Changes in corticosteroids, progesterone, oestrogens and prostaglandins', *J Reprod Fert* [Suppl] 16: 61—84.
Thorpe, H.W. (1966) 'Ethology and Consciousness', in J.C. Eccles (ed.) *Brain and Conscious Experience*, New York: Springer-Verlag, pp. 470—505.
Thorpe, W. H. (1974) *Animal Nature and Human Nature*, London: Methuen.
Thorpe, W.H. (1978) *Puppose in a World of Chance*, Oxford: Oxford University Press.
Tobias, P.V. (1971) *The Brain in Hominid Evolution*, New York: Columbia University Press.
Tobias, P.V. (1975a) 'Brain evolution in the Hominoidea', in R.H. Tuttle (ed.) *Primate Functional Morphology and Evolution*, The Hague: Mouton, pp. 353—392.
Tobias, P.V. (1975b) 'Long or short hominid phylogenies? Paleontological and molecular evidences', in F.M. Salzano (ed.) *The Role of Natural Selection in Human Evolution*, Amsterdam: North Holland, pp. 89—118.
Tobias, P.V. (1981a) 'The emergence of man in Africa and beyond', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 292: 43—56.
Tobias, P.V. (1981b) 'Evolution of Human Brain, Intellect and Spirit', Andrew Abbie Memorial Lecture, Adelaide University Press, Adelaide.
Tobias, P.V. (1983) 'Recent advances in the evolution of the hominids with special reference to brain and speech', in C. Chagas (ed.) *Recent Advances in the Evolution of Primates*, Vatican City: Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia 50, pp. 85—140.
Tobias, P.V. (1986) *The Revolution in Human Evolution*, Geneva: Dudley Wright Colloquia.
Tobias, P.V. (1987) 'The brain of Homo habilis: a new level of organization in cerebral evolution', *J Hum Evol* 16: 741—761.
Tower, S.S. (1940) 'Pyramidal lesion in the monkey', *Brain* 63: 36—90.
Triller, A. and Korn, H. (1982) 'Transmission at a central inhibitory synapes. III. Ultrastructure of physiologically identified and stained terminals', *J Neurophysiol* 48: 708—736.
Trinkaus, E. (1983) *The Shanidar Neanderthals*, New York: Academic Press.
Trinkaus, E. (1984) 'Western Asia', in F.H. Smith and F. Spencer (eds) *The Origins of Humans*, New York: Alan R. Liss, pp. 251—293.
Trinkaus, E. and Howells, W.W. (1979) 'The Neanderthals', *Scientific American* 241 (6): 95—105.
Tuttle, R.H. (1985) 'Ape footprints and Laetoli impressions: A response to SUNY claims', in P.V. Tobias (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present*

and Future, New York: Alan R. Liss, pp. 129—133.

Ungerleider, L.G. (1985) 'The corticocortical pathways for object recognition and spatial perception', in C. Chagas, R. Gattass, and C. Gross (eds) *Pattern Recognition Mechanisms*, Vatican City: Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia 54, pp. 21—37.

Uttal, W.R. (1978) *The Psychobiology of Mind*, Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.

Van Essen, D.C. (1985) 'Functional organization of primate visual cortex', in A. Peters and E.G. Jones (eds) *Cerebral Cortex*, *Vol. 3, Visual Cortex*, New York: Plenum Press, pp. 259—329.

Wada, J. A., Clarke, R. and Hamm, A. (1975) 'Cerebral hemispheric asymmetry in humans', *Arch Neurol* 32: 239—246.

Waddington, C.H. (1969) 'The theory of evolution today', in A. Koestler and J.R. Smythies (eds) *Beyond Reductionism*, London: Hutchinson, pp. 357—395.

Walker, A. and Leakey, R.E.F. (1978) 'The hominids of East Turkana', *Scientific American* 239 (2): 54—66.

Warrington, E.K. (1985) 'Visual deficits associated with occipital lobe lesions in man', in C. Chagas, R. Gattass, and C. Gross(eds) *Pattern Recognition Mechanisms*, Vatican City: Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia 54, pp. 247—261.

Washburn, S.L. (1960) 'Tools and human evolution', *Scientific American* 203 (3): 63—75.

Washburn, S. L. (1969) 'The evolution of human behaviour', in *The Uniqueness of Man*, Amsterdam London: North-Holland, pp. 167—189.

Washburn, S. L. (1978) 'The evolution of man', *Scientific American* 239 (3): 194—204.

Weiskrantz, L. (1974) 'The interaction between occipital and temporal cortex in vision: an overview', in F.O. Schmitt and F.G. Worden (eds) *The Neurosciences. 3rd Study Program*, Cambridge, Mass.: MIT Press, pp. 189—204.

Weiskrantz, L. (1985) 'Introduction: categorization, cleverness and consciousness', *Phil Trans R Soc Lond* [Biol] 308: 3—19.

Wheeler, J.A. (1974) 'The Universe as a home for man', *Amer Scientist* 62: 683—691.

White, M.J.D. (1978) *Modes of Speciation*, San Francisco: Freeman.

Wiesendanger, M. (1981a) 'Organization of secondary motor areas of the cerebral cortex', in V.B. Brooks (ed.) *Handbook of Physiology*, *7 Cerebral Control Mechanisms*; *Neurophysiology*, Bethesda, MD: American Physiological Society, pp. 1121—1147.

Wiesendanger, M. (1981b) 'The pyramidal tract. Its structure and function', in A.L. Towe and E.S. Luschei (eds) *Handbook of Behavioral Neurology*, *Vol 5 . Motor Coordination*, New York: Plenum Press, pp. 401—491.

Wiesendanger, M. and J. S. Miles (1982) 'Ascending pathways of low

threshold muscle afferents to the cerebral cortex and its possible role in muscle control', *Physiol Rev* 62: 1234—1270.

Wilson, E.O. (1975) *Sociobiology. The New Synthesis*, Cambridge, Mass.: The Belknap Press, Harvard University Press.

Wilson, E.O. (1978) *On Human Nature*, Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Wilson, V.J. (1983) 'Obolith-spinal reflexes', in M. Igarashi and F. Owen Black (eds) *Vestibular and Visual Control on Posture and Locomotor Equilibrium*, Basel: Karger, pp. 177—185.

Wu, R. (1984) 'The crania of Ramapithecus and Silvapithecus from Lufeng, China', *Cour Forsch Inst Senckenberg* 67: 41—48.

Yeni-Komshian, G. and D. Benson, (1976) 'Anatomical study of cerebral asymmetry in the temporal lobes of humans, chimpanzees and rhesus monkeys', *Science* 192: 387—389.

Zangwill, O.L. (1974) 'Consciousness and the cerebral hemispheres', in S. J. Dimond and J. G. Beaumont (eds) *Hemisphere Function in the Human Brain*, New York: Halsted Press, Wiley, pp. 264—278.

Zeki, S.M. (1969) 'Representation of central visual fields in prestriate cortex of monkey', *Brain Res* 14: 271—291.

Zeki, S.M. (1973) 'Colour coding in rhesus monkey prestriate cortex', *Brain Res* 53: 422—427.

Zeki, S.M. (1978) 'Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate visual cortex', *J Physiol* (London) 277: 273—290.

Zeki, S.M. (1980) 'The representation of colours in the cerebral cortex', *Nature* 284: 412—418.

索　引

A

Aegyptopithecus　埃及古猿　14，15，291

aesthetics，intellectual　审美的智力价值　161

—，emotional　审美的情绪价值　161

aggression　好斗行为　115，129

allelic substitution　等位基因替换　7

altruism　利他主义　130—133

—，evolutiuon of　利他主义的进化　130—133

—，literary evidence　利他主义的文字记载证据　132

amnesia，anterograde　顺行性遗忘症　179，195

—，retrograde　逆行性遗忘症　179，194

amygdala　杏仁核　48，110—113，115—121，123，127，129，132，154

—，basolateral　外侧基底部　111

—，corticomedial　表层正中部　111

—，peptides　杏仁核与多肽递质　118

—，size index　杏仁核的尺寸指数　120

—，—，—，aggression　杏仁核的尺寸指数与好斗行为　120

—，—，—，pleasure　杏仁核的尺寸指数与愉快情绪　120

angular gyrus（Brodmann 39）　角回（布劳德曼 39 区）　101

—，inputs visual，tactile　视觉输入，触觉输入与角回　104

Anthropic Principle　人存原理　290，292，294

ape language training　猩猩的语言训练　85—92

aphasia，ideational　概念型失语症（概念和相应客体失去联系）　92

—，motor　运动型失语症　92

apraxia　精神性运用不能症（因大脑皮层受伤而失去肌肉调和动作的能力）　231

artistic creation，making　艺术创作的创构过程　161

—，matching　艺术创作的匹配选择过程　162

asymmetry of cerebrum 大脑不对称性 228, 248
—, anatomical 大脑解剖结构的不对称性 228, 229
—, —, planum temporale 大脑解剖结构的不对称性,颞平面 100
—, functional 大脑功能的不对称性 230—237
—, —, primates 灵长类大脑功能的不对称性 230
—, —, lesional evidence 大脑功能的不对称性与来自脑损伤的证据 230, 231
—, —, —, left somatagnosia 左半脑损伤引起的体觉不能症 232
—, —, —, right contralateral neglect 右半脑损伤引起的对对侧(左)躯体的疏忽 231, 232
—, —, —, Broca 大脑功能的不对称性与布罗卡脑区 94
—, —, —, Wernicke 大脑功能的不对称性与韦尼克脑区 94
—, evolutionary significance 大脑功能的不对称性及其在进化上的重要作用 248, 249
—, symbiotic relationship 大脑功能的不对称性与大脑两半球的共栖性 249
auditory areas, primary 初级听觉区 99
—, parietal 顶叶听觉区 101
—, prefrontal 前额叶听觉区 101
auditory pathways 听觉通路 99
Aurignacian tool culture 奥瑞纳石器文化(欧洲西南部旧石器时代晚期文化) 36
Australopithecine 南方古猿 15—26, 28, 42, 53, 54, 56—58, 60, 61, 63, 67, 68, 75—78, 103, 105, 107, 108, 122, 128, 129, 144, 152, 155, 251, 291
Australopithecus afarensis 阿法南方古猿* 16, 21, 22
— *africanus* 纤细型南方古猿 16, 20—22, 24—26, 28, 53, 54, 56—58, 60, 61, 67, 68, 75—78, 107, 108
— —, bipedal skill 纤细型南方古猿的二足行走能力 57
— —, brain size 纤细型南方古猿的大脑尺寸 23
— —, cladistical branching 纤细型南方古猿的种系分支发生过程 22
— —, dentition 纤细型南方古猿的齿系 17
— —, developmental feature 纤细型南方古猿进化发展的特性 22—25
— —, diversity 纤细型南方古猿的多样性 21, 22
— —, endocast 纤细型南方古猿的颅腔铸模** 24
— —, reticulate property 纤细型南方古猿进化的地域性网状联系结构 22
— —, tools 纤细型南方古猿使用的工具 68, 75—78
— *boisei* 东非古猿(纤细型南方古猿的后裔,生存于大约 250 万年到 100 万年前,已绝种) 22, 25
— *robustus* 粗壮型南方古猿(纤细型南方古猿的后裔,生存于大约 250 万年到 100 万年前,已绝种) 22, 25

* 指在埃塞俄比亚的阿法地区发现的古人,已绝种。——译者

** 是 endocranial cast 的缩写。用这个技术可基于头盖骨来显示脑的大致形状。——译者

axon 神经细胞的轴突 49

B

Binocular disparity, horizontal 水平面双眼视差 139—141
—, visual areas (V1) and (V2) 双眼视差与视觉脑区 V1 和 V2 140—141
biological evolution 生物进化 1, 12, 41, 128, 132, 133, 256, 257, 263—267, 279, 288—291, 295
bipedal gait of Australopithecines 南方古猿的二足行走步态 57—61
bipedal standing 二足站立 61
—, ankle strategy 二足站立的脚踝平衡方式 62
—, hip strategy 二足站立的臀部平衡方式 62
—, neural mechanisms 二足站立的神经机制 61
bipedal walking 二足行走 10, 18, 20, 21, 23, 25, 53, 56—58, 60—63, 65, 67, 75, 77, 125, 128, 129, 153
—, evolution hip muscles 二足行走与臀部肌肉的进化 57
—, muscle contractions 二足行走与肌肉收缩 57
—, neural control 二足行走与神经控制 63—68
—, stance leg 二足行走的站立腿 57
—, swing leg 二足行走的挥动腿 57
—, volitional control 二足行走的意念控制 60—61
bone plaque, Blanchard 法国布兰查德地区出土的旧石器时代的骨板雕刻(大约 3 万年前) 156—158
—, —, lunar cycles 骨板雕刻记载月回归周期 156
—, —, observational notation 骨板雕刻上记载的观察记号 157
—, —, periodicity of time 骨板雕刻与时间的周期性 158
—, —, Grotte du Tai 法国泰岩洞出土的骨板雕刻(大约 1.1 万年前) 158
bouton (synaptic knob) (神经)突触结 173
—, synaptic vesicles 突触节里的突触小泡 174
brain, capacities 脑容量 18—21, 23, 25—30, 34, 35, 41—43, 46, 67, 77, 103, 109, 171, 292
—, —, Australopithecus 南方古猿的脑容量 23, 42
—, —, chimpanzee 黑猩猩的脑容量 19
—, —, gorilla 大猩猩的脑容量 19
—, —, *Homo erectus* 直立人的脑容量 23, 42
—, —, *Homo habilis* 能人的脑容量 23, 42
—, —, *Homo sapiens* 智人的脑容量 23, 42
—, —, orang-utan 猩猩的脑容量 19
brain, evolutionary development 脑的进化发育 48
—, birth size 脑在出生时的尺寸 122
—, functional performance 脑的功能特性 49—53
brain, functions, commissurotomy 脑,功能,大脑连合部切开术 242—248
—, —, —, left hemisphere verbal 言语化的左半脑 242—244
—, —, —, right hemisphere pictorial 形象化的右半脑 244—246
—, —, —, self recognition, left: normal 自我识别能力,左半脑:正常 247
—, —, —, —, right: very limited 自我识别能力,右半脑:非常有限 248
brain-mind problem (*see also* mind-brain problem) 心脑问题 182, 199,

200，206，208，215，220，225，269，277，292
—，Greek thought　心脑问题与古希腊哲学思想　199
—，Hippocrates　希波克拉底论心脑问题　199
—，Descartes　笛卡儿论心脑问题　200
—，God controlled parallelism　心脑问题的神控心身平行论　200
—，relationship，human person　心脑问题与有人性的人的关系　258—260
Broca speech area　布罗卡语言脑区　94
—，Brodmann area (44)，(45)　布罗卡语言脑区相应于布劳德曼 44 区和 45 区　104
Brodmann map，human cortex　布劳德曼人类大脑皮层图　50，96，103
Buhler-Popper linguistics　布勒—波普尔语言学　79
burial customs，ceremonial　葬礼习俗　131，239，240

C

Cartesian dualism　笛卡儿二元论　268，269
central sulcus（Rolando）　中央沟(罗朗多裂)　46
cerebellar learning circuits　小脑学习回路　183—193
—，climbing fibres　攀缘纤维　184—190，193
—，inferior olive　下橄榄核　173，183—185
—，long-term depression（LTD）　长时程抑制　184
—，parallel fibres　平行纤维　184—190，193
—，Purkinje cell　浦肯野细胞　184—190
cerebellum　小脑　44，47，48，51，63，64，67，71，73，127，171—173，183— 186，188，189，192，193，195，259
—，size index　小脑的尺寸指数　48
cerebral cortex　大脑皮层　24，28，48，50，51，63，65—67，70—74，77，82，85，92，99，101—105，110，127，134，135，141，144，152，158，163，173，177，179，180，183，190，193—195，204，208，212—216，218—220，222，223，228，231，237，241，242，248，259，275，277
—，dendrons　大脑皮层神经细胞的树突丛　224
—，hemispheres　大脑皮层两半球　259，260
—，cortico-cortical modules　大脑皮层的表层皮层模块　49，238
—，inhibitory neurons　大脑皮层里的抑制性神经元　49
—，motor transmitting areas　大脑皮层的运动传输区　50
—，neuronal connectivity　大脑皮层神经元之间的联接　49—53
—，ontogenesis　大脑皮层神经细胞的个体发育　251
—，speech areas　大脑皮层语言区　92—97
—，—，micro-organization　大脑皮层语言区的微观组织结构　99
—，—，ontogenesis　大脑皮层语言区的个体发育　99
—，—，sensory modalities　大脑皮层语言区与各个感觉道　98
cerebral dominance　大脑各个区域对不同功能的优势度　245
—，speech　大脑相关区域对语言的优势度　93，243
—，time established　大脑优势度在个体发育中确立的时间　93

—, transference 大脑优势度的迁移 93
cerebral limbic system (*see also* limbic system) 大脑边缘系统 110, 114, 117
—, evolution 大脑边缘系统与进化 119—121
cerebral neocortex (*see also* neo-neocortex) 大脑新皮层 119, 159, 237
—, association cortex 联合皮层 182, 184
—, connectivities 大脑新皮层中的神经联接 237—238
—, dendron design 大脑新皮层中神经元树突丛的形状结构 223—224
—, modular design 大脑新皮层的模块化结构 237
—, modular transmission 大脑新皮层模块结构间的传递联接 237—238
cerebro-cerebellar pathways 大脑和小脑间的神经通路 184
cerebrum 大脑 19, 24, 28, 44—51, 63—67, 70—74, 77, 78, 82, 85, 92, 93, 95, 96, 98, 99, 101—106, 108, 110, 113, 114, 117, 119, 121—123, 127, 132, 134, 135, 141—144, 149, 152, 153, 158, 159, 163, 164, 167, 171—173, 176, 177, 179—184, 190, 192—196, 199, 200, 204, 206—210, 212—220, 222, 223, 225, 228—231, 234, 235, 237, 241—243, 245, 247—249, 252, 259, 260, 263, 269, 271, 273, 275—277, 282, 285, 293
child language 儿童语言 83—85
—, self-consciousness 儿童语言与自我意识 85
—, self-expression 儿童语言与自我表达 84
—, capacity 儿童语言能力 106—107
—, learning 儿童的语言学习 106—107
chimpanzee 黑猩猩 6, 11, 15, 17—19, 24, 46, 48, 53, 54, 79, 82, 83, 85—92, 96—98, 101, 106, 120, 124, 125, 131, 164—173, 182, 183, 230, 239, 246, 247, 255
—, adolescent 青春期的黑猩猩 165
—, adoption, life style 黑猩猩对新生活方式的适应 167
—, baby learning 幼儿黑猩猩的学习 164
—, experimental learning 黑猩猩的实验性学习 166
—, human comparison 黑猩猩与人类的比较 167—168
—, interaction 黑猩猩之间的互动 164
—, language, lower level 黑猩猩的低层次语言 165
—, matriarchal system 黑猩猩的母系社会 164
—, maturity 壮年期的黑猩猩 165
—, memory, cognitive 黑猩猩的认知记忆 168
chromosomes 染色体 6, 9
—, changes 染色体变化 9
—, human 人类染色体 6
—, pongids 类人猿染色体 6
cingulate gyrus, functions 扣带回的功能 121
—, sulcus 扣带回脑沟 47
cladistical branching 种系分支发生 25, 108
cladogenesis 种系分支发生 25
climbing fibre 攀缘纤维 184—190, 193
cognitive learning plus motor learning 认知学习与运动学习 190—193

cognitive memory (*see also* memory, human, cognitive) 认知记忆 119, 168, 169, 171, 172, 178—180, 182, 183, 193, 195, 197
—, role of language 语言在认知记忆中的作用 192
colonization of space 太空殖民化* 293
—, eliminated 太空殖民化的不可能性 293
commissurotomy 大脑连合部切开术 158, 230, 242, 243, 245, 247, 248
—, hemispheric specificities 大脑连合部切开术与大脑两半球的不同特征 242—248
—, hemispheric testing 大脑连合部切开术与大脑两半球测试 242—248
—, left hemisphere, speaking self 大脑连合部切开术与大脑左半球,言语表达自我 242—248
—, right hemisphere, functions 大脑连合部切开术与大脑右半球功能 242—248
comparison evolutions 进化比较 265
—, biological 生物进化 1, 12, 41, 128, 132, 133, 256, 257, 263—267, 279, 288—291, 295
—, cultural 文化进化 41, 128, 133, 161, 162, 263—265, 267, 269, 291
compassion 同情心 131—132
computer analogy, self 自我意识与计算机编程之类比 288
concept of mind 心灵的概念 268
consciousness 意识 61, 73, 74, 81, 85, 88, 109, 117, 131, 133, 159, 160, 165, 182, 199—209, 215, 226—228, 238—242, 244—249, 255, 257—259, 261—263, 265, 267—274, 276, 279, 283, 285, 287, 289, 291, 292, 294, 295
—, behavioral tests 意识的行为学测试 201—202
—, criteria for 意识的标准 201—202
—, evolution of 意识的进化 202, 239, 240, 268
—, human 人类的意识 268—273
—, —, introspective 人类的内省意识 270
—, —, perceptual 人类的感知意识 270
—, —, minimal 人类的最低限度意识 269
—, non-human 非人类动物的意识 200
—, phylogenesis 意识的种系发生 200, 201
—, time binding 时间序列关联意识 159, 160, 263, 274, 276
conservation law of physics 物理学守恒定律 220
corpus callosum 胼胝体 47, 101, 111, 113, 142, 145, 237, 238, 242, 243
cortical blindness 大脑皮层性失明 146
—, visual recognition 大脑皮层性失明与视觉识别 146
—, —, agnosia 大脑皮层性失明与认知不能症 146
cortical control of walking 步行的大脑皮层控制 63—66
—, cortico-reticular-spinal tract 步行的大脑皮层控制与皮层—网状脊髓神经束 63—66
—, pyramidal tract 步行的大脑皮层控制与锥体束 63—66
creative process 创作过程 279—281
creativity 创造性 5, 26, 78, 81, 82,

* 指移民其他星球。——译者

134, 159, 160, 162, 260, 261, 276—280, 291, 294
—, human 人类的创造性 280
—, —, imagination 人类的创造性与想象力 276—281
—, —, —, prefrontal location 人类的创造性想象力与前额叶脑区 150, 196
cross-modality recognition 跨越不同感觉通路的识别 98—99
cultural evolution - World 3 文化进化与世界Ⅲ 128—130, 260—268, 291
—, human creativity 文化进化与人类的创造性 81, 159, 267—268
—, epochs 文化进化的纪元 162
cultural isolation 文化上的隔离 262—263
—, *Homo habilis* 能人 263
—, *Homo sapiens sapiens*, Qafzeh 现代人,考夫则 37, 38
—, —, New Guinea 现代人,新几内亚 38
cyclopean brain 独眼脑* 140

D

Darwinism 达尔文学说 257
—, active 主动达尔文学说 257
—, passive 被动达尔文学说 257
demographic strategy, hominids 人科动物的人口策略 123—130
—, pongids 类人猿人口策略 123
—, —, chimpanzee 黑猩猩人口策略 123
—, —, gibbon 长臂猿人口策略 123
—, —, orang-utan 猩猩人口策略 123
—, human 人类人口策略 125—130
—, —, family education 人类人口策略与家庭教育 128—130
dendrites 神经树突 174—176
dendritic spine 神经树突棘 216
—, synapse 树突棘突触 176, 216
dendrons 神经树突丛 223—225
—, neo-neocortex 神经树突丛与新新皮层 251
—, psychon 神经树突丛与心元 223—225
—, —, relationship to modules 神经树突丛与大脑模块结构的关系 237—238
deoxyribonucleic acid (DNA) 脱氧核糖核酸 1—3
—, configuration 脱氧核糖核酸的形态结构 3
—, double helix 脱氧核糖核酸的双螺旋结构 2
—, linear code 脱氧核糖核酸的线性编码 2
—, mitochondrial 线粒体脱氧核糖核酸 40
—, molecular 分子脱氧核糖核酸 3
—, nucleotide sequences 脱氧核糖核酸的核苷序列 3
—, silence of 脱氧核糖核酸的沉默** 4
Descartes, R., and language 笛卡儿与语言 85
—, and mind-brain problem 笛卡儿与心脑问题 199
—, —, *res cogitans* 非肉体的心灵 200
—, —, *res extensa* 肉体的脑 200
developmental noise, Waddington 沃丁顿提出的发育环境噪声 286
dichotic listening 二重听觉测验 235
—, right hemisphere: music 右半球:音乐 235

---

* 指作二维视觉信息处理的脑区。——译者

** 指哺乳动物整组基因中大约30%—70%的基因并不参与蛋白质编码译码。——译者

—, left hemisphere: language 左半球：语言 235
Divine Creation, unique self 神圣造物，独一无二的自我 287
Divine Providence 神圣的天意 290
drug addiction 毒瘾 119
Dryopithecus 森林古猿 14—17, 291
dualist-interationism 二元身心交互作用论 117, 206, 208, 218—220, 272, 273, 285
dyslexia 难语症 104

E

emergence of consciousness 意识的萌发 206, 226, 240
emotional expression 情绪表达 111, 114, 203
—, autonomic system 情绪表达与自主神经系统 114—117
encephalization index 大脑化指数 46—48, 105
encephalization quotient 大脑化商数 46
endocranial casts 颅腔铸模 24, 26, 28, 29, 103, 105, 108
—, *A. Africanus* 纤细型南方古猿的颅腔铸模 19, 23—24
—, chimpanzee 黑猩猩的颅腔铸模 24
—, *Homo erectus* 直立人的颅腔铸模 28
—, *Homo habilis* 能人的颅腔铸模 103
—, *Homo sapiens* 智人的颅腔铸模 28
error signaling: climbing fibre 误差信号与攀缘纤维 188—190
eukaryote 真核生物 1
evolution, anticipatory 超前进化 160, 226, 227
—, disparate 非均衡进化 160
—, gait: quadrupedality 步态：四足行走与进化 67—68
—, —, bipedality 步态：二足行走与进化 67—68
—, speech production 言语发声与进化 105—107
evolution, biological 生物进化 1, 12, 41, 128, 132, 133, 256, 257, 263—267, 279, 288—291, 295
—, —, pinnacle 生物进化的巅峰 267
—, cultural (*see also* cultural evolution) 文化进化 41, 128, 133, 161—265, 267, 269, 291
evolution of consciousness 意识的进化 202—206
—, consciousness to self-consciousness 从意识到自我意识的进化 239—240
—, human nature 人性 256, 258, 259, 261—263, 273, 276, 281, 283—285, 288, 289, 293—295
—, natural selection 自然选择 205—206
excitatory postsynaptic potential (EPSP) 兴奋性突触后电位 176, 177
exocytosis 神经递质释放 215—222
—, probability 神经递质释放的概率 222
—, particle displacement 神经递质的移位 222
—, selection 神经递质释放的选择 222

F

fascia dentata 齿状带 171, 175, 177
feedback control movements 反馈控制运动 68—75
—, servomechanism 反馈控制运动与伺服机制 68—75
flexor hallucis logus muscle 踇长屈肌

57，65
flexor pollicis logus (human) （人类）拇长屈肌 72，73
—，stretch responses 牵张反应 73
food sharing 食物分享 126，131
footprint tracks 足迹 58，60，61，67，130，131
—，bipedal skill 二足行走足迹 58—61
—，family 一个家庭的足迹 129—130
fornix 穹窿 111，113
freedom of will 意愿自由 281，282
frontier：World 1 — World 2 世界Ⅰ和世界Ⅱ之间的边界 215，240，282
functional stretch reflex 功能性牵张反射 66，70，71
future cultual evolution 未来的文化进化 267—268

G

gene 基因 4—13，22，25，36，37—39，43，85，108，109，123，263—267，286，287，290，291
—，copying errors 基因的复制出错 4
—，DNA strands 基因与脱氧核糖核酸链 4
—，flow 基因流 7，8，10，12，22，37
—，mutation 基因突变 4，5，8，9，11，37，256，267，291
—，numbers 基因总数 4
—，pool 基因库 267
—，products 基因产物 13
—，protein manufacturing 基因与蛋白质合成 4
—，regulatory 调节性基因 9
genetic code 遗传密码 1，4，99，108，129，265，288
—，cladogenesis 遗传密码与进化分支发生 12，22
—，phyletic gradualism 遗传密码与种族渐进论 7
—，punctuated equilibrium 遗传密码与间断平衡态 8
genetic dynamism 遗传推动力 292
genome，human 人类基因组 6，266
glutamate synaptic transmitter 谷氨酸突触递质 178
gnostic functions 灵知功能 250—251
—，asymmetric 灵知功能的两半脑不对称性 250—251
—，trophic development 灵知功能的个体发生 251—252
God，transcendent 超然的上帝 295
—，immanent 内在的上帝 295

H

hand，evolution 手的进化 75—78
—，movement skill 手的进化与手的动作技能 75—78
head articulation，evolution 头盖骨与脊柱接合部的进化 56
Heisenberg principle 海森伯不确定(度)原理 221，222
hemianopia 半侧盲 260
hemiplegia 半身不遂 259
Heschl's gyrus (auditory) 赫西回(听觉脑区) 99，100
hippocampectomy 海马回切除术 179
—，HM amnesia 海马回切除术与一个代号 HM 病人的遗忘症 179，195
hippocampus 海马回 48，111，113，115，119，171，172，175—177，179—182，193—195
—，population，EPSP and spike 群体兴奋性突触后电位和脉冲 177
hominid ancestry 人科动物先祖 14—18
—，cladogenic radiation 人科动物先祖的进化分支发生 128—129
hominid evolution 人科动物进化 227，

228
—, fossil record 人科动物进化的化石记录 18—40
—, population 人科动物进化与人科动物人口 42, 107—108
hominid society 人科动物社会 123—130
—, altruism 利他主义 130—133
—, communal living sites 群居栖息地 125, 129, 131
—, compassion 同情心 37, 131, 132
—, epigamic exposure 性暴露 126
—, female receptivity 雌性接纳性交的能力 126
—, food sharing 食物分享 126, 131
—, hunter-gatherer 狩猎采集 34, 39, 42, 125
—, instinctive deficiency 本能行为缺陷 166
—, love 爱 88, 127, 133, 161, 257, 279, 287, 295
—, nuclear family 核心家庭 109, 125—131
—, parenting, shared 共同为人父母 125
—, pair bonding 男女伙伴关系 126—128
hominid survival 人科动物的生存 107—109
—, language 人科动物的生存与语言 107—109
hominid tools 人科动物的工具
—, Acheulian, *Homo erectus* 直立人, 阿舍利文化(欧洲旧石器早期文化) 29, 154
—, Aurignacean 奥瑞纳文化(欧洲西南部旧石器后期文化) 36
—, Mousterian (Neanderthal) 莫斯特文化(欧洲西南部旧石器中期文化) 36, 154
—, Oldovan, *Homo habilis* 能人, 奥杜瓦伊文化 26, 154
Hominoidea 人猿首科动物 6, 14, 15, 17, 18, 20, 53, 67, 75, 76, 79, 124, 134, 160, 237, 291
—, *Aegyptopithecus* 埃及古猿 14, 15, 291
—, *Dryopithecus* 森林古猿 14—17, 291
—, *Ramapithecus* 拉玛古猿 15—18, 291
Homo erectus 直立人 15, 16, 26—29, 31, 32, 35, 38—42, 56, 57, 78, 103, 107, 109, 122, 153—155
—, —, *erectus* 印尼直立人 28
—, *pekinensis* 北京猿人 29, 122, 290
Homo habilis 能人 15, 16, 21, 25, 26, 29, 38, 42, 54, 56, 77, 78, 103, 105, 107, 108, 122, 129, 152—155, 182, 183, 192, 251
—, brain size 大脑尺寸 121, 122
—, language 语言 26, 182—183
—, Oldovan culture 奥杜瓦伊文化 16, 26, 153—155
—, speech area 语言脑区 26, 92—95, 97, 99—101, 108, 109, 158, 182, 197, 229, 230, 244, 265, 266, 277
—, speech capacity 语言能力 83—88, 90—92, 107, 108, 209
Homo preneandertalis 前尼安德特人 34, 39, 41, 155, 292
—, hunter-gatherers 狩猎采集 34, 39, 42, 125
—, migratory 迁徙 35—36
Homo sapiens neandertalis (*HSN*) 尼安德特人 15, 16, 30—39, 41, 42, 78, 103, 131, 132, 154, 155, 239, 257, 292

—, brain capacity 脑容量 41—42
—, ceremonial burial 葬礼 41, 131, 132, 239, 240
—, fossils 化石 30—34
—, replacement 被现代人取代 36—37
—, self-consciousness 自我意识 257
—, skulls 头盖骨 30—34
—, spatial distribution 地理位置分布 30—34
—, temporal distribution 生存年代分布 30—34
—, tool culture, Mousterian 莫斯特欧洲旧石器时代中期文化 36, 154
Homo sapiens sapiens (*HSS*) 现代人 15, 16, 18, 26, 28—32, 34—43, 46—48, 53, 54, 56—58, 60, 61, 68, 76, 78, 86, 99, 103, 105—107, 109, 126, 132, 152, 153, 155, 156, 159, 160, 165, 173, 193, 251, 255, 256, 260, 263, 267, 290—294
—, brain size 大脑尺寸 121, 122
—, cultural evolution 文化进化 41, 128, 133, 161, 162, 263—265, 267, 269, 291
—, fossil measurements 化石的度量 35
—, origin 现代人的起源 36—37
—, invaders 现代人作为入侵者 36—37
—, Neandertals 现代人作为尼安德特人的后裔 36—37
—, Africa 90 000 yBP 9万年前的非洲现代人 39
—, migrations to World 现代人移居到全世界 38—40
—, Neandertal replacement 现代人取代了尼安德特人 37—40
hopeful monster 好希望怪物* 10
hopping 持续单脚跳跃 67
human, cortex, rCBF study 人,大脑皮层,区域性脑血流量研究 212
—, genotypes 人类基因型 264, 290
—, mystery 人类的奥秘 293
—, nature 人性 256, 258, 259, 261—263, 273, 276, 281, 283—285, 288, 289, 293—295
—, person 人性之人 256, 285, 288, 293—295
—, soul 人的灵魂 288, 293
—, genetics 人类遗传学 12
human characteristics 人类特征 105
—, artisanship 工匠技艺 159—160
—, brain propensities 大脑的功能倾向性 265
—, conscious time binding 时间序列关联意识 159, 160, 263, 274, 276
—, imaginal thinking 想象思维 159, 160, 263
hypothalamus 下丘脑 110—118, 122, 123, 126, 127
—, peptides 多肽类神经递质 118

I

imagination 想象力 78, 81, 276—280
immortal soul 不朽的灵魂 287, 295
impulse discharge 神经脉冲发放 65, 211
insectivores basal (Tenrecinae) 无尾猬 46—48, 113, 120, 171, 172
intelligence 智能 39, 91, 164, 284, 294
intention *see* mental intention 意向

* 指由基因突变产生的新变种，通常具有一些非同一般的特征，随后由自然选择来确定其生存与否。——译者

210，211，213，220—223，270—273，281—283
interaction，World 1 — World 2　世界Ⅰ与世界Ⅱ之间的相互作用　206，215
—，brain-mind　心脑相互作用　215
—，hypothesis　有关世界Ⅰ与世界Ⅱ之间相互作用的假说　220—225
intersubjective communication　人际交流　26，80，257
—，experiential uniqueness　人际交流与经验的唯一性　286
isolate，peripheral　边缘隔离种群　8—10，267

K

Kenyapithecus　肯尼亚古猿　15
knee-joint movement　膝关节运动　51—52

L

ladder of personhood　人格发展的阶梯　262
Laetoli footprints　莱托里足迹　58，67
language　语言　24，26，38，50，79—95，97—101，103—105，107—109，157—159，163—165，167—170，182，192，194，197，209，229—234，236，238，244—249，251—255，259，261，263—266，272，277
—，in hominid evolution　语言与人科动物进化　192—193
language，animal　动物语言　79
language，human（*see also* speech）　人类语言　79，81，82，84—86，90—92，95，97，99，105，108，265
—，—，Bühler-Popper　比勒—波普尔分类　79
—，—，descriptive　描述性语言　80
—，—，argumentative　辩论性语言　80
—，—，expressive　表情性语言　80
—，—，signalling　通报性语言　80，81
Lascaux cave　拉斯科岩洞＊　161
lateral geniculate body　外侧膝状体　134，135，138，139，152
—，lamination　外侧膝状体的薄层结构　139
learning　学习　82，83，87，89—91，93，99，106，107，145，146，152，161，163—175，177，181，183—185，187—193，195，202，214，230，244，253，263—265，286
—，cognitive　认知学习　163，173，187，190—192，195
—，motor　运动学习　163，170—173，183，187，188，190，192，193，195，214
—，—，role of cerebellum（*see also* cerebellar learning）　运动学习与小脑　172，183—190
—，—，role of climbing fibre　运动学习与攀缘纤维　185—190
learning，language　语言学习　82，107，170
—，—，baby　婴儿的语言学习　82—85
—，—，child　儿童的语言学习　82—85
—，—，cognitive　认知语言学习　82—85
—，—，mathetic　理性语言学习　82—92
—，—，pragmatic　实用性语言学习　82—92
learning motor action　肢体运动的学习　83
limbic system　边缘系统　110—119，

＊ 位于法国西南部，发现于1940年，以旧石器时代动物壁画著称。——译者

123, 126, 129, 154, 160, 161, 180, 248
—, evolution of 边缘系统的进化 120
—, to neocortex 边缘系统与新皮层 113
—, size indices 边缘系统的尺寸指数 120
—, and emotions 边缘系统与情绪 114—117
—, —, ablation 边缘系统与手术切除实验 115
—, —, aversion 边缘系统与厌恶感 116
—, —, cortical relationship 边缘系统与大脑皮层间的关系 117
—, —, enkephalin binding 脑啡肽在边缘系统中的附着部位 118—119
—, —, female libido 边缘系统与女性性欲 126
—, —, hallucinogens 边缘系统与迷幻药 118—119
—, —, hormonal control 边缘系统与激素控制 126
—, —, opioid binding 阿片样物质在边缘系统中的附着部位 118
—, —, oestrogen increase 边缘系统与雌激素的增加 126—127
—, —, pharmacology 边缘系统药理学 118
—, —, pleasure centre 边缘系统与愉悦中枢 118
—, —, self-stimulation 边缘系统与自我刺激 118
—, —, sensory input 边缘系统的感觉输入 118
living sites 栖息地 8, 10, 12, 35, 37, 119, 125, 129, 131, 156
load perturbation, correction 对负荷摄动的调节 74
long-loop pathways (LLP) 长程神经回路 71, 72
—, to cerebrum 大脑 71
—, to cerebellum 小脑 71
long-loop reflex (LLR) 长程回路反射 72—75
long-term memory (LTM) 长时记忆 180—182, 194
long-term potentiation (LTP) 长时程增强 176, 241
—, homosynaptic 同突触 177
—, heterosynaptic 异突触 177

M

mandible 下颚 17, 19, 30, 35, 259
—, teeth 下颚齿 16—18
manual dexterity 手的灵巧度 75—77
maxilla 上颚 19
medial forebrain bundle (MFB) 前脑内侧束 111, 112, 114, 116
meiosis 减数分裂 6
—, sex cells 性细胞 6, 12
—, fertilization 受精 6, 10, 40, 287
memory, human 人类的记忆功能 261, 262
—, —, cognitive 人类的认知记忆功能 170—171, 179—182
—, —, —, of future 人类对“未来”的认知记忆 274—276
—, —, —, language role 语言对人类认知记忆的作用 170, 182
—, —, —, size indices of areas 人类认知记忆与脑区尺寸指数 172
—, evolution of 记忆功能的进化 171—172
—, long-term (LTM) 长时记忆 180—182, 194
—, short-term (STM) 短时记忆 179, 180, 232
—, cognitive, neuroscience of 有关认知记忆的神经科学 173—182

—, —, cerebral 人类大脑记忆功能 193
memory, location visual rCBF testing 视觉记忆实验与区域性脑血流测试 151
—, numbers, auditory 记忆与计数以及听觉输入 196—197
memory, motor 运动记忆 193, 195
—, role of language 语言对运动记忆的作用 192—193
—, size indices of areas 记忆脑区的尺寸指数 172
—, —, of cerebellum 小脑脑区的尺寸指数 172
memory, visual 视觉记忆 150, 151, 234
—, —, lesions of 视觉记忆与脑损伤 151
—, —, prefrontal areas 视觉记忆与前额叶脑区 151
memory types, associative 记忆的类型,联想记忆 195
—, declarative 陈述性记忆 195
—, explicit 外显记忆 194, 195
—, implicit 内隐记忆 194, 195
—, procedural 程序性记忆 195
—, recognition 再认记忆 195
—, reference 参考记忆 195
—, working 工作记忆 195
mental activity 精神活动 166, 193, 270
mental attention 精神关注 275
mental events 精神事件 207, 208, 218—221, 223, 225—227, 271, 273
—, action on neural events 精神事件与神经活动 221
mental intention on SMA 辅助运动脑区的精神意向 208—215
—, rehearsal movements 辅助运动脑区的精神意向与预习动作 208—215
microsite hypothesis 微位假说 220, 222, 223, 225, 227
—, energy transfer 微位假说与能量传递 222
—, evolution 微位假说与进化 226
—, unitary hypothesis 微位假说与一元化假说 223
mind (*see also* consciousness) 心灵(或心智) 200, 206—208, 241—242, 268—273
mind-brain problem, dualist-interactionism 心脑问题,二元身心交互作用论 206—208, 214—215, 221, 225, 273
—, evolution 心脑问题与进化 199—227
—, experimental testing 心脑问题与实验测试 208—215
—, higher primates 心脑问题与高等灵长类动物 208—209
—, identity theory 心脑问题的同一论 207, 219
—, philosophy 心脑问题与哲学 206—208
modules *see* cerebral cortex 模块结构(参见大脑皮层)
molecular clock 分子钟 11, 18
—, evolutionary divergence 分子钟与进化多样性 11, 15
moral responsibility 道德义务 281, 283
motoneurones 运动神经元 45, 49—52, 65, 68—70, 74, 141, 226
—, alpha α-运动神经元 69
—, gamma γ-运动神经元 69
motor cortex (Brodmann area 4) 运动皮层(布劳德曼 4 区) 50, 51, 66, 209
motor skill 运动技能 78, 214
muscle afferents, group Ia Ia 型肌肉传

入神经 69
muscle spindle 肌梭 52, 68—70, 72, 74
—, group Ia afferents Ia型肌梭传入神经 70
—, —, cortical 皮层—肌梭 Ia 型传入神经 71—74
—, —, long-loop reflexes, cortex 皮层—肌梭 Ia 型传入神经长程回路反射 74, 75
—, —, spinal 脊髓—肌梭 Ia 型传入神经 69, 70
muscle stretch 肌肉牵张 70
mutations (基因)突变 4
—, beneficial 有益突变 5, 11
—, deleterious 有害突变 5, 11
—, neutral 中性突变 5

N

nanocephalic dwarfs, language 小头畸形侏儒与语言 105
natural selection 自然选择 5, 7—13, 35, 43, 123, 129, 133, 166, 201, 204, 206, 256, 257, 263, 267, 279, 283—285, 290—292
—, negated 消除了自然选择的可能性 267
—, visual input to experience 从简单视觉输入支配低等动物行为到高等动物综合感官输入产生的统一的内心体验,以及后者在自然选择中的优势 204—205
nature — nurture 天性—教养 263
neo-neocortex 新新皮层 250—255
—, asymmetric strategy 不对称策略 255
—, delayed myelination 延后的髓鞘化过程 250
—, functional asymmetry 功能上的不对称性 230—237
—, functional transfer 功能的迁移 251—252
—, gnostic functions 灵知功能 250—255
—, hominid evolution 人科动物进化 251
—, ontogenesis 个体发育 80, 121, 202, 241, 250, 251, 254, 255
—, ontogenesis delayed 个体发育的延迟 251—252
—, prepubertal trophism 发育期前的营养发育 251—252
—, size index 尺寸指数 47, 48, 104, 112, 113, 119, 120, 171—173, 182—184
—, special functions 独特功能 105
—, trophic development 营养发育 252—254

O

objective truth 客观真理 260
objectivity, criteria 客观性,标准 206, 207
ocular dominance, columns 单眼优势柱 139
oestrogens 雌激素 118, 122, 126, 127
Oldovan culture 奥杜瓦伊文化 16, 26, 153—155
—, tools 工具 16, 25, 26, 29, 34, 36, 41, 53, 68, 76—78, 81, 89, 125, 128, 131, 153, 155—157, 159, 160, 163, 165, 260, 266
olfactory bulb 嗅球 113
ontogenesis 个体发生 10, 12, 13, 99
operant conditioning 操作性条件作用 89, 190
optic chiasma 视神经交叉 135
organism 生物体 12, 13, 114, 202, 205, 221, 257, 286

P

palaeontology 古生物学 7, 18, 290

parturition, foetal induction 分娩 35, 121—123, 164, 255, 287

—, limbic system 分娩与边缘系统 123

—, oestrogens 分娩与雌激素 122

—, premature birth 分娩与早产 121—123

—, prostaglandins 分娩与前列腺素 123

perception 感知 52, 63, 81, 140, 142, 143, 145, 146, 162, 163, 204, 207, 223, 225, 234, 235, 244, 245, 249, 270—272

phenotype 表型 9, 256

philosophy, mind-brain problem 哲学, 心脑问题 206—208

—, —, dualist-interactionism 二元身心交互作用论 117, 206, 208, 218—220, 272, 273, 285

—, —, epiphenomenalism 机械行为说 206, 207

—, —, identity theory 心脑同一论 206—208, 218, 219, 223

—, —, materialism 唯物主义 202, 205—208, 220, 257, 266, 268, 269, 272, 273, 285—287, 290, 292

—, —, panpsychism 泛心灵论 205, 206, 207

phyletic gradualism 种系渐变论 7—10

phylogenesis of consciousness, birds, mammals 意识的种系发生,鸟类动物,哺乳动物 202—206

physicalism 物理主义 207, 269, 271

piriform cortex 梨状皮层 111

pituitary gland 脑垂体腺 111

Planet Earth 地球 40, 41, 109, 268, 290—294

—, biological creativity 生物创造力 291

—, origin of life 生命的起源 290

—, prebiotic 有生命前的地球 290

planum temporale (auditory cortex) 颞平面(听觉皮层) 100

plastic art, creative imagination 造型艺术,创造性想象力 159—162

polygamy 一夫多妻制 128

pongids 类人猿 6, 11, 46—48, 53, 75, 85, 86, 92, 95, 101, 103—106, 108, 113, 119—122, 125, 129, 134, 135, 141, 144, 147, 152, 153, 163, 166, 170—173, 182, 183, 192, 197, 203, 209, 214, 228, 237, 250, 253, 263, 291

posture 姿态 51, 53, 57, 65, 77, 165

premotor cortex (PMC) Brodmann area (6) 运动前皮层(布劳德曼 6 区) 64, 208—215

—, human 人的运动前皮层 65

—, ratio to motor 运动前皮层与运动皮层的比率 64

preneandertals 前尼安德特人 34, 39, 41, 155, 292

prestriate visual cortex 前纹状视觉皮层 141—147

—, special visual functions 前纹状视觉皮层与特定视觉功能 141—145

presynaptic vesicular grid (PVG) 突触前蜂窝状网格构造 217

—, exocytosis 突触前蜂窝状网格构造与神经递质释放到突触间隙 217

—, —, probability 突触前蜂窝状网格构造与神经递质释放的概率 218

—, paracrystalline 突触前蜂窝状网格构造的次晶体排列结构 217

—, synaptic design 突触的功能设计 226

—, synaptic vesicles 突触小泡 174, 176, 178, 216—218, 221, 222—227
primal certainties, uniqueness of self 原初确实性,自我的唯一性 285—286
—, existence of material World 物质世界的存在性 285
probability field, quantum mechanics 概率场,量子力学 221
prosimians 原猴类 14, 46—48, 119, 120, 171—173, 183
propensity for higher functions 高级脑功能的倾向性 253—254
pseudaltruism 伪利他主义 130
psyche, self, soul 心理,自我,灵魂 240
psychon 心元 223—225, 252, 254
—, activity, sensory experience 心元活动,感觉经验 224—225
—, to dendron 心元到树突丛 224—225
—, mental units, psychon hypothesis 精神活动单元,心元假说 224—225
punctuated equilibrium 间断平衡态 43
pyramidal nerve cells 锥体神经细胞 48, 49
—, apical dendrites 顶端树突 174, 180, 181, 216, 223, 224
—, —, bundling (dendron) 顶端树突丛 223—224
pyramidal tract 锥体束 49—52, 63—65, 67, 184, 210, 211
—, clinical lesions 临床脑损伤 65
—, decussation 神经纤维交叉 50
—, lesion, postural adjustments 脑损伤与姿态调节 65

Q

quantum mechanics, probability field 量子力学,概率场 221
quest for truth, love, beauty 探求真、爱、美 295
QQ (quisqualate) channels 使君子酸通道 178

R

Ramapithecus 拉玛古猿 15—18, 291
recombinant DNA 重组 DNA 11
—, species determination 重组 DNA 与物种的确定 11
red nucleus 红核 52, 184
regional cerebral blood flow (rCBF) 区域性脑血流量 101, 147, 149—152, 196, 212, 213, 236, 257, 275, 276
—, music testing 音乐测试 236—237
religious concepts 宗教观念 295
—, immanent God 内在的上帝 295
—, transcendent God 超然的上帝 295
remembered anticipations 记住的期待 274, 275
reticular formation 网状结构 52, 64
—, medullary 延髓网状结构 46
—, pontine 脑桥网状结构 46
reticulo-spinal tract 网状脊髓束 52, 64
retinal disparity, binocular 视网膜双眼成像的不一致性 140
retinal field map 视网膜视野映射 138
retinoblastoma 视网膜真性瘤(眼癌) 12
ribonucleic acid (RNA) 核糖核酸 2, 3
—, messenger 信使核糖核酸 2
rubrospinal tract 红核脊髓神经束 52

S

scientific creativity 科学创造性 278
—, rationality 科学推理过程 278

—, reductionism 科学还原论(简化法) 292
secular humanists criticized 对世俗人类学者的批判 283
selection for exocytosis 对神经递质释放的选择 223—224
self, consciousness, human 人类的自我意识 257
—, creation of 自我或灵魂的创生 285
—, intensely active 人类的积极自我意识 241
—, subjective experience 主观经验与人类自我意识 241
—, unified by experience 人类自我意识通过经验而一体化 241
—, unity of 人类自我意识的统一性 241
self-conscious mind 有自我意识的心智 227, 238, 241, 247, 248
—, baby to child 从婴儿意识到幼儿自我意识的发育过程 239—240
—, origin 有自我意识的心智的起源 241
—, Psyche, self, soul 有自我意识的心智与心理,自我,灵魂 240
semiotic system 符号系统 79, 89, 156, 158, 167
septal nucleus 中隔核 48, 111—121, 127, 129
—, peptides 中隔核与多肽 111—113
serendipity 偶遇奇缘的好运 278
servoloop control 伺服回路控制 69—75
—, cortical 大脑皮层伺服回路控制 70—75
—, spinal 脊髓伺服回路控制 69—70
short-term memory 短时记忆 179, 180, 232
sickle cell anaemia 镰状细胞贫血症 12
size index 尺寸指数 47, 48, 104, 112, 113, 119, 120, 171—173, 182—184
—, brain, components 大脑各个组成部分的尺寸指数 48
—, —, in cognitive memory 与认知记忆有关的各大脑区域的尺寸指数 172
—, —, in motor learning 与运动学习有关的各大脑区域的尺寸指数 172
—, cerebellar regions 各小脑区域的尺寸指数 173
—, limbic system primate 灵长类边缘系统的尺寸指数 120
skeletal evolution 骨架的进化 53—57
—, bipedal pelvis, *A. africanus* 二足行走的纤细型南方古猿的骨盆 53—57
—, *Homo habilis* 能人 56
solar system 太阳系 293, 294
soma, neurone 神经细胞体 174—175
somatagnosia 体觉不能症 231, 232
soul 灵魂 85, 199, 200, 205, 215, 240, 242, 269, 285, 287, 288, 293—295
—, immortality 灵魂的不朽性 287, 295
speciation 物种形成 8—10, 12, 37
—, allopatric 异域物种形成 8
species 物种 7—12, 17, 21, 22, 25, 36, 37, 42, 45, 108, 109, 163, 168, 171, 173, 202, 205, 239, 257, 263, 271, 289, 291
—, fertility criterion 繁衍规范 7, 10
—, hybrid 杂种 10, 36
—, origin of 物种起源 8—10
—, saltatory origin 跃变式起源 10
—, sympatric coexistence 同域而生,同地共处 7

speech, cerebral mechanisms of 言语的大脑机制 92—97
—, electrophysiological recording 有关言语的电生理记录 94—95
speech areas, cortex 皮层言语区 92—99
—, —, Broca 布罗卡脑区 28, 94
—, —, evolution of 皮层言语区的进化 101—105
—, —, functions of 皮层言语区的功能 107—109
—, —, mapping of 皮层言语区分布图 94
—, —, phylogenetic development 皮层言语区的种系发生 101—105
—, —, superior (SMA) 上语言皮层(辅助运动脑区) 94
—, —, usage for survival 用于生存目的 107—109
—, —, Wernicke 韦尼克脑区 98, 247
speech production, evolution of 言语发声机制的进化 105—107
—, *Australopithecus* 南方古猿 107
—, *Homo habilis* 能人 107
—, human baby, babbling 婴儿的咿呀学语 106
—, learning 学习 106, 107
—, vocal tract 声道 105, 106
—, —, chimpanzee 黑猩猩的声道 106
spinal cord 脊髓 44—46, 49, 51, 52, 63—66, 68—73, 131, 183, 226
—, nerves 脊髓神经 64—66
stepping control 跨步控制 67
stereopsis 立体视觉 139—141
stereoptic vision (3D) 立体视觉 139—141
—, 3D experiences learned 后天掌握的三维立体视觉体验 140—141
stone culture, evolution 石器文化的进化 155, 156
—, Acheulian 阿舍利文化(介于第二与第三冰河期间欧洲旧石器时代早期文化) 154—155
—, Aurignacian 奥瑞纳文化(后期旧石器时代文化) 36
—, laurel leaf blades 月桂形石叶 155, 160
—, Mousterian 莫斯特文化(中期旧石器时代文化) 154—155
—, Oldovan 奥杜瓦伊(非洲坦桑尼亚北部一峡谷,在吉力马札罗山以西)石器文化 154—155
subjective simulation 主观模拟 278
subjectivity, World 2 世界Ⅱ的主观性 206—207
supernatural guidance 超自然引导 289
supplementary motor area (SMA) 辅助运动脑区 195, 209, 212, 282
supramarginal gyrus (Brodmann area 40) 上缘回(布劳德曼 40 区) 103, 104
survival of fittest 适者生存 5, 107, 267, 290
synapses 突触 49, 50, 68—70, 73, 99, 134, 173—182, 185, 187, 202, 215—218, 221—227, 241, 250, 255, 273, 278, 282, 286
synaptic cleft 突触间隙 174, 176, 178, 216—218
synaptic vesicles 突触小泡 174, 176, 178, 216—218, 221—227
—, exocytosis 突触小泡与神经递质释放 217—218
—, probability 突触小泡与神经递质释放概率 218

T

technical skills 工艺技巧 153, 154

templates, cultural 文化样板 264
—, genetic 遗传样板 264
temporal lobe (TE) 颞叶 19, 28, 100, 104, 110, 116, 135, 141, 143, 144, 146, 149, 150, 152, 160, 179, 197, 229, 230, 233—236, 250
—, feature detection 颞叶与特征提取 144
—, right, music 右颞叶与音乐 229, 233, 234
—, —, visual features 右颞叶与视觉特征 234
thalamus, anterior 丘脑前部 117
—, mediodorsal (MD) 丘脑背中部 113, 117, 180
—, VPLc 丘脑前部腹后侧核的尾状核部分 70—71, 74—75
thought process, relation to, World 3 思想过程与世界Ⅲ 81
—, secretion of brain 思想过程与脑分泌 200
—, World 2 思想过程与世界Ⅱ 81, 240
three worlds philosophy 思维的三个世界哲学 81
—, World 1 世界Ⅰ 81, 206—208, 214, 215, 221, 225, 240, 265, 282, 288
—, World 2 世界Ⅱ 81, 82, 206—208, 214, 215, 221, 223—225, 240, 257, 258, 260—262, 265, 282, 285, 288
—, World 3 世界Ⅲ 81, 82, 163, 206, 258, 260, 261—265, 267, 276, 280, 281
—, —, creative ideas 世界Ⅲ与创造性思维 280—281
time binding, conscious 时间序列关联意识 159, 160, 263, 274—276
—, —, planning future 时间序列关联意识与策划未来 274—276
—, —, prefrontal cortex 时间序列关联意识与前额叶皮层 275, 276
tool culture 工具文化 78, 155
—, *A. africanus* 纤细型南方古猿的工具文化 68, 75—78
—, Acheulian 阿舍利文化 16, 153, 154
—, African *HSS* (90 000 yBP) 非洲现代人的工具文化(距今 9 万年) 39
—, Aurignacian 奥瑞纳文化(欧洲旧石器时代晚期文化) 36
—, Mousterian 莫斯特文化(欧洲中期旧石器时代文化) 36, 154
—, Oldovan 非洲奥杜瓦伊石器文化 25, 76, 154
—, —, creative imagination 创造性想象力 78, 81, 276—278, 280
—, —, evolutionary development 进化发育 48
—, —, motor skill 运动技能 78, 214
trophic development of neo-neocortex 新新皮层的营养发育 252—253

U

unconscious behaviour 无意识行为 202—203
—, inherited instinct 无意识行为与遗传本能 202—203
uniqueness of genome 基因组的唯一性 286
—, of self 自我的唯一性与基因组的唯一性 285—286
unitary hypothesis 一元化假说 223—225
—, dendron ↔ psychon 神经树突丛与心元的一元化假说 224—225

V

values 价值观念 265, 266

—, cultural pool 价值观念与文化库 265
—, propensity for 倾向于按照价值体系来运作的潜能 265
—, systems 价值体系 248, 264—266, 270
—, —, evolutionary 进化论价值体系 266
—, —, materialist 唯物论价值体系 266
—, —, traditional 传统价值体系 266
verbal expression, language 言语表达, 语言 81, 82
—, semantics 语义学 82
—, syntax 句法 82—84, 88—90, 92
—, vocabulary 词汇库 82
vestibular receptive mechanism 前庭脊髓神经输入机制 66
vestibular spinal tract 前庭脊髓神经束 52
visual cortex, prestriate (V2), (V3), (V4) 视觉皮层,前纹状皮层(V2, V3, V4) 141—144
—, —, parietal lobe (PG) 顶叶 141—143, 146
—, —, temporal lobe (MT), (TE) 颞叶 141, 143, 144, 146
—, primary (V1) 初级视觉皮层(V1) 134—141
—, —, columnar arrangement 初级视觉皮层的柱状结构排列 138—139
—, —, complex cells 复杂细胞 138—140
—, —, hypercomplex cells 超复杂细胞 138—139
—, —, orientation sensitivity 视觉朝向敏感性 136—139
—, —, simple cells 简单细胞 138, 139
visual evolution 视觉的进化 152—155
—, *Homo habilis*, superior parietal lobule 上顶叶,能人 152
—, *Homo sapiens* 智人 153
—, non-human primates 非人灵长类 152
visual information processing 视觉信息处理 134, 135, 144, 145, 204
—, agnosia 视觉认识不能症 146
—, Brodmann areas (20), (21) 布劳德曼 20 区, 21 区 144—145
—, discrimination 视觉分辨实验 148
—, lesional studies 视觉脑损伤研究 145—147
—, mental experience 视觉信息处理与内心体验
visual memory 视觉记忆 150, 151, 234
—, rCBF testing 视觉记忆的区域性脑血流量测试 149—151
—, contingent negative variation (CNV) 视觉记忆与关联性负变 151
—, cortical map 视觉记忆的皮层脑区分布图 149
—, lesions of prefrontal lobe 视觉记忆与前额叶脑损伤 152
—, monkey experiments 视觉记忆与对猴的实验 151
visuo-constructive areas 视觉—构创脑区 158—159
—, evolution of 视觉—构创脑区的进化 158—159
—, location of 视觉—构创脑区的位置 158—159
—, physiological circuits 视觉—构创脑区生理控制回路 159
visuo-motor evolution 视觉—运动神经系统的进化 134—162
visuo-spatial neurones 空间视觉神经元 144
voluntary mental intention 自主意念

281—283
—, SMA 自主意念与辅助运动脑区 208—215, 281—283
voluntary movements 自主运动 73

W

walking movements 行走 10, 16, 18, 20, 21, 23, 25, 53, 56—58, 60—63, 65—67, 75, 77, 83, 108, 125, 128, 129, 153, 194, 243
—, neural machinery 行走的神经控制机制 63—68
Wallace's problem 华莱士问题 292
weightlessness (free fall) 失重状态 66
—, vestibular response 失重状态与前庭神经响应 66
Wernicke speech area 韦尼克语言脑区 26, 158
—, Brodmann area (39), (40) 布劳德曼 39 区,40 区 95
will (*see also* mental intention) 意愿 63, 269, 281—283
—, freedom of 意愿自由 281, 282
World 1 世界 I 81, 206—208, 214, 215, 221, 225, 240, 265, 282, 288
—, closedness of 世界 I 的封闭性 208
World 2 世界 II 81, 82, 206—208, 214, 215, 221, 223—225, 240, 257, 258, 260—262, 265, 282, 285, 288
World 3 世界 III 81, 82, 163, 206, 258, 260—265, 267, 276, 280, 281
—, coding on mental substrate 编码记录在物质基础上的世界 III 261
—, creative ideas 世界 III 和创造性思维 260
—, necessity for 世界 III 的必要性 261
World 2 — World 3 interaction 世界 II 和世界 III 之间的相互作用 262

附　录

约翰·C·埃克尔斯(1903—1997)：一位发现突触抑制效应的神经科学家

1997年5月2日，世界学术界失去了一位伟大的神经科学英雄——约翰·C·埃克尔斯(John C. Eccles)。在他众多的科学成就里，首当其冲的是他发现了神经细胞之间的突触抑制作用，并因此与阿兰·霍奇金(Allen Hodgkin)和安德鲁·赫胥黎(Andrew Huxley)一起荣获1963年诺贝尔生理学医学奖。他不仅是一位开创了神经细胞和突触的现代生理学研究的先驱，同时又是一位伟大的教师，他对科学的满腔热情吸引了众多年轻研究人员到他的实验室从事研究。他通过他的著作和讲座来激励大家，他又是一位哲学家，喜爱尝试解决极为困难的心脑问题。

埃克尔斯于1903年生于澳大利亚。从墨尔本大学医学院毕业后，他进入牛津大学师从谢灵顿(Charles Sherrington)，从谢灵顿处学到了大量有关神经反射的经典概念，包括突触连接的会聚和发散、运动神经元(支配肌肉运动的神经细胞)集团里的兴奋和抑制状态以及

中枢神经系统的整合活动。很明显，埃克尔斯以谢灵顿为自己的榜样，他在牛津逗留期间也得益于和他同时代同仁［包括格拉尼特(Ragnar Granit)和扬(J. Z. Young)］的交往。

1937年，埃克尔斯回到澳大利亚，他被任命为兼松病理学纪念研究所(Kanematsu Memorial Institute of Pathology)主任，与卡茨(Bernard Katz)和库夫勒(Stephen Kuffler)共事。当时，全世界神经生理学界对突触传递是电子的还是化学的有激烈的争议。埃克尔斯拥护电子传递的假说，提出神经脉冲以动作电流传过突触，就和神经脉冲沿神经纤维传播的方式一样。他甚至推测，神经抑制是由动作电流回流通过突触后膜引起的。后来，他对这些早期揣测性假说用实验加以检验，从而导致了他伟大的发现。

1944年，埃克尔斯在新西兰的奥塔戈大学医学院就任生理学教授。正是在奥塔戈任职期间，他与布罗克(L. G. Brock)和库姆斯(Jack Coombs)一起发现了突触抑制效应。当他对一个神经纤维加刺激从而诱发运动神经元集团达到兴奋状态的时候，他在运动神经元上检测到了兴奋性突触后电位(EPSPs)。令他惊讶的是，当他在运动神经元集团里诱发达到抑制状态的时候，他检测到了EPSPs的镜像电位，即抑制性突触后电位。这种在神经脉冲发放后经短暂延迟再出现的电位是和突触的电子传递假说相悖的，因为这种电位的存在表明突触传递肯定包含有一个对兴奋和抑制效应居间调停的化学过程。

1951年，埃克尔斯到堪培拉就职，从此堪培拉成了神经生理学者的麦加圣地。埃克尔斯在堪培拉期间，和来自全世界各地的同行(包括他的女儿罗斯·埃克尔斯)一起，度过了他最多产的15年。从我自己于1959年至1962年间在堪培拉的经历，对埃克尔斯科研生涯的这段黄金时期，我有许许多多的故事可以讲。他每星期做两次实

验，每次都是从早晨八点半开始，一直要到第二天凌晨三点钟才结束。然后他开车回家，让没车的同事搭他的车以便送他们回家。每个星期五晚上开一次研讨会，讨论系里同仁完成的研究。如果有人只是汇报他人的研究工作，他就会表示不悦。每个星期当周末临近的时候，系里的气氛就会变得紧张起来：大家都因紧张忙碌的工作和严谨激烈的讨论而感到疲惫，情绪也开始变坏。但每个星期一早晨，“教授”重新出现在实验室时，又奇迹般地精神焕发。我以为，他恢复活力的秘诀是在自家后花园和简朴书房里度过一段时光。

在堪培拉任期的最后几年，埃克尔斯开始将他对脊髓的研究推广到中枢神经系统的高级区域，包括海马回、丘脑和小脑。1966 年，他加盟坐落于美国芝加哥的新成立的美国医学协会生物医学研究所，继续他对小脑的研究。他曾预言，“由于我们现在已经掌握了小脑的蓝图，其功能原理很快就会搞清楚。”但他在芝加哥只待了两年，于 1968 年到纽约州立大学布法罗分校任职。在布法罗期间他把自己学术生涯的最终研究对象定在寻求对心脑问题的解答上。即使在 1975 年退休并和妻子海伦娜移居瑞士安度晚年期间，他仍然孜孜不倦地继续研究心脑问题。

要就埃克尔斯对解答心脑问题的贡献作出恰当评价，可能尚有待时日。依我看来，有三个要点值得讨论。首先，埃克尔斯提出，突触传递含有一个类似于量子力学概率场的过程；这一提议看来反映了发自他内心深处的一个感觉，即我们有关神经细胞和突触的知识还没能把握某些本质。第二，埃克尔斯提出，辅助运动脑区扮演着实现心智和脑之间互动联络的角色。有实验证据表明，做动作的意愿的确出现在辅助皮层。然而大多数神经科学家相信，辅助运动脑区的神经活动是由来自大脑其他脑区的神经活动诱发的，而不是由来自大

脑以外的因素诱发的。但事实上没人知道辅助运动脑区的神经活动到底是怎样诱发的。第三，埃克尔斯告诫大家，对解答心脑问题目前还缺乏远见卓识。我们期待着对高级脑功能(如学习和记忆、感知、运动控制、情绪、思想、语言和注意力)机制的研究将不断地有新的发现。但对于像“我们的主观性是怎样萌发的”和“主观性表达在哪一部分脑里”这样的问题，我们有关的知识还存在巨大的空白，目前我们还不知道如何去填补这样的空白。

34年前的一天，埃克尔斯首次访问日本时说过的一句话给我留下了深刻的印象。他说，每当他没能理解某件事物的时候，他都会很恼怒烦躁。尽管现在他离开了我们，但他总想要认识和理解包括主观性在内的所有事物的强烈愿望已经在许许多多后来人的心里生根。约翰·埃克尔斯爵士的一生几乎贯穿了整个20世纪，他是一位伟大的科学家和一个伟大的人，人们将永远以景仰之情怀念他。

伊藤正男(Masao Ito，日本理化学研究所，和光脑科学研究所，记忆学习实验室)

《自然》387卷664页(1997)